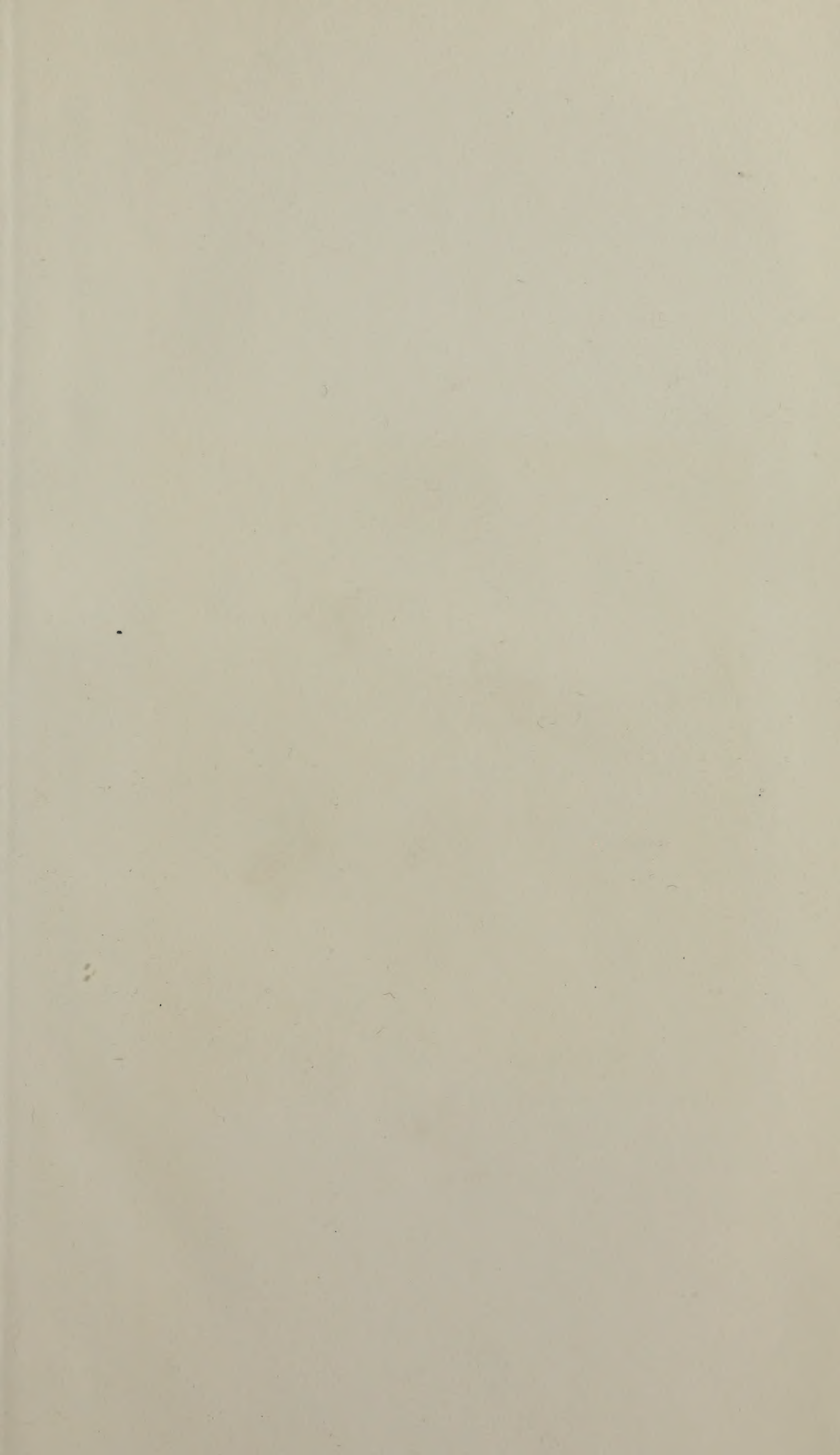
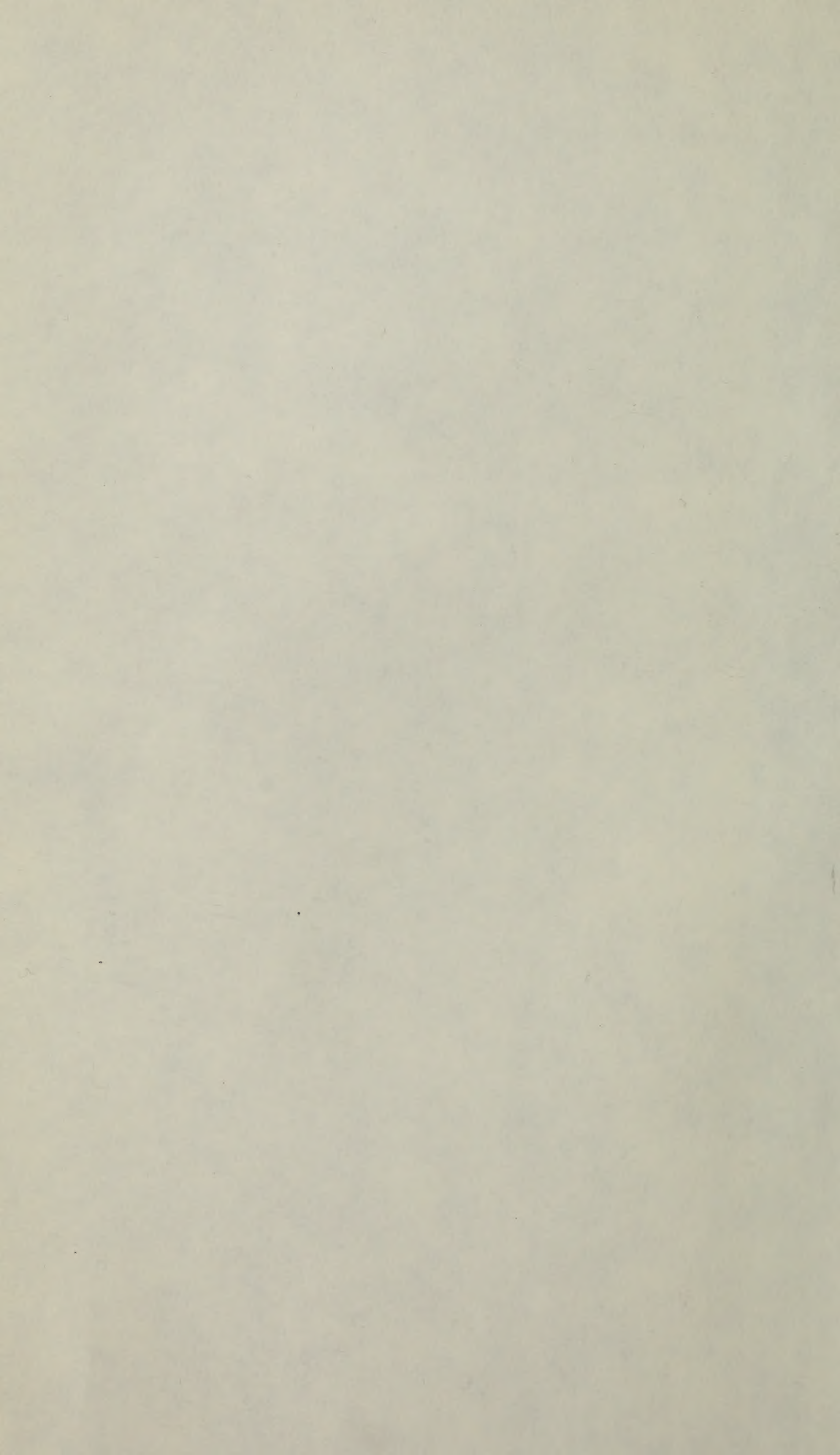








JOURNAL

DE

L'ANATOMIE

ET DE

LA PHYSIOLOGIE

NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

COULOMMIERS. — IMPRIMERIE PAUL BRODARD

JOURNAL
DE
L'ANATOMIE
ET DE
LA PHYSIOLOGIE
NORMALES ET PATHOLOGIQUES

DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

(FONDÉ PAR CHARLES ROBIN)

PUBLIÉ PAR MM.

GEORGES POUCHET
Professeur au Muséum d'histoire naturelle

ET

MATHIAS DUVAL
Membre de l'Académie de médecine, professeur à la Faculté de médecine

AVEC LE CONCOURS DE

MM. les Drs BEAUREGARD, CHABRY, TOURNEUX et RETTERER

VINGT-HUITIÈME ANNÉE
1892

PARIS
ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1892

JOURNAL
DE
L'ANATOMIE
ET DE
LA PHYSIOLOGIE
NORMALES ET PATHOLOGIQUES
DE L'HOMME ET DES ANIMAUX

DÉVELOPPEMENT DES AORTES
CHEZ L'EMBRYON DE POULET

Par **L. VIALLETON**
Docteur ès sciences naturelles,
Agrégé, chef des travaux d'histologie à la Faculté de médecine de Lyon [1].

(*Planches I et II.*)

La question du développement des vaisseaux dans l'embryon de poulet est des plus complexes. On peut, pour plus de facilité, l'envisager sous deux points de vue distincts : 1° quelle est l'origine des vaisseaux dans l'aire vasculaire où ils apparaissent en premier lieu? 2° quelle est l'origine des vaisseaux propres du corps?

La première de ces deux questions, qui a donné lieu à tant de controverses, a fait dans ces derniers temps un grand pas, grâce aux recherches d'Uskow; nous ne nous en occuperons pas, et nous nous bornerons à étudier le développement des premiers vaisseaux qui apparaissent dans le corps de l'embryon, c'est-à-dire des aortes.

His, il y a déjà longtemps, avança le premier que les vaisseaux du corps de l'embryon étaient formés par des bourgeons venus des vaisseaux de l'aire vasculaire. Kölliker se rallia à cette manière de voir, mais actuellement plusieurs auteurs la repoussent. Ranvier [2]

1. Travail du Laboratoire d'Anatomie générale dirigé par M. le professeur Renaut.
2. Ranvier, *Traité technique d'histologie*, 2e édit., Paris, 1889, p. 469.

regarde la pénétration des vaisseaux de l'aire vasculaire dans le corps de l'embryon comme une simple hypothèse; O. Hertwig [1], s'appuyant surtout sur des considérations d'embryologie comparée, et Prenant [2] la mettent fortement en doute.

Ayant recueilli une collection d'embryons de poulet à des stades de développement bien sériés, j'ai eu l'occasion de suivre la formation des aortes, et j'ai pu me convaincre que, conformément aux vues de His, les vaisseaux de l'embryon sont dans des rapports très intimes avec ceux de l'aire vasculaire. Ce sont mes observations que je présente aujourd'hui. Avant d'entrer dans leur détail, j'exposerai dans un court historique les données que fournissent les auteurs sur ce sujet.

Historique. — His [3] admet que des vaisseaux de l'aire vasculaire partent des prolongements fins, solides, formés de cellules triangulaires ou fusiformes, qui pénètrent dans le corps de l'embryon et s'unissent les uns aux autres en formant des cordons qui deviennent plus tard creux et constituent le système aortique de l'animal. Ces bourgeons pénètrent dans l'embryon par deux voies : 1° par les troncs des veines omphalo-mésentériques; 2° par les flancs, de chaque côté du corps. Ces vues sont, je le crois, très justes, malheureusement His les expose d'une manière très brève et n'apporte à leur appui aucune figure. Il donne bien (Pl. VIII, fig. 1), un dessin de bourgeons pleins partant d'un système de vaisseaux creux, mais il ne montre nulle part les rapports de ces bourgeons avec la formation des aortes. D'ailleurs, dans ses embryons vus de face, en entier (Pl. XII, fig. 18, 19, 20), l'aorte n'est pas représentée bien qu'elle existe certainement déjà, au moins dans l'embryon de la fig. 20 qui possède douze protovertèbres, stade dans lequel l'aorte est toujours bien développée, comme on le verra plus loin.

Kölliker [4] qui adopte l'idée de la pénétration des bourgeons de l'aire vasculaire dans le corps, et qui l'expose très clairement (p. 177), ne figure pas non plus l'aorte dans l'embryon (fig. 71) qui est pourtant vu par la face ventrale, c'est-à-dire dans d'excel-

1. O. Hertwig, *Traité d'embryologie*, édit. franç., Paris, 1891, p. 168.
2. Prenant, *Éléments d'embryologie*, Paris, 1891, p. 247.
3. His, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes*. Leipzig, 1868, p. 99.
4. Kölliker, *Embryologie de l'homme*, édit. franç., p. 177.

lentes conditions pour montrer ce vaisseau, qu'il possède certainement d'ailleurs, étant donné le nombre (treize) de ses protovertèbres. Du reste Kölliker reconnaît (p. 178) « qu'on manque d'une connaissance suffisamment précise de la formation et du mode d'introduction des bourgeons vasculaires dans l'embryon ».

Balfour [1] ne paraît pas s'être occupé de la pénétration des vaisseaux dans l'embryon. Il ne représente pas l'aorte dans des embryons de quinze protovertèbres vus par la face ventrale; de plus, la description qu'il donne de l'apparition de l'artère omphalo-mésentérique, montre clairement qu'il n'a poursuivi l'étude de ce vaisseau que chez des embryons âgés d'au moins quarante-huit heures. Il n'a donc fourni aucune contribution à l'étude du premier développement des vaisseaux du corps.

Klein [2] n'a pas figuré l'aorte dans des embryons déjà recourbés sur eux-mêmes. Il a vu sur les coupes l'aorte discontinue, mais en l'absence de données précises il est difficile de se rendre compte de l'âge exact des embryons sur lesquels il a fait cette observation.

Disse [3], qui ne s'est pas occupé directement des vaisseaux du corps, pense qu'ils peuvent se développer suivant un mode différent de ceux de l'aire vasculaire.

Uskow [4] recherchant surtout l'origine des premiers vaisseaux, qui apparaissent, comme on sait, en dehors de l'embryon, n'a pas dessiné de figures d'ensemble d'embryons vus à plat, les seules qui soient capables de montrer les rapports des vaisseaux de l'embryon avec ceux de l'aire vasculaire. Il se rallie à l'opinion de His et de Kölliker touchant la pénétration des bourgeons de l'aire vasculaire dans le corps, mais il ne donne sur ce point aucun détail nouveau.

Les belles figures publiées par Mathias Duval [5] se rapprochent plus de la réalité que toutes celles qui ont été représentées jusqu'ici. Les aortes sont indiquées pour la première fois dans des embryons de dix-sept protovertèbres (Pl. VI, fig. 98). Les stades du

1. Balfour, *Traité d'embryol. comp.*, t. II, fig. 117, p. 160 et *Éléments d'embryol.* (Foster et Balfour), fig. 14, p. 67.
2. Klein, *Das mittlere Keimblatt in sein. Beziehungen zur Entwick. der ersten Blutgefässe, etc.*, *Wiener*, *Sitzungsberichte*, t. LXIII, 1871, p. 381.
3. Disse, *Die Entstehung des Blutes, etc. Archiv. für mikros. Anatomie*, t. XVI, 1879.
4. Uskow, *Die Blutgefässkeime und deren Entwick. bei einem Hühnerei.* Mémoires de l'Acad. impér. des sciences de Saint-Pétersbourg, série VII, t. XXXV.
5. Mathias Duval, *Atlas d'embryologie*, Paris, 1889.

début ont cependant encore échappé à l'auteur puisque l'aorte est toujours visible dès l'apparition du dixième somite ; de plus, dans les fig. 98, 100, 101, 102, pl. VI, les aortes semblent se jeter entièrement dans l'aire vasculaire au niveau de ce qui sera plus tard l'artère omphalo-mésentérique, sans se continuer au-dessous de ce point, comme cela a lieu en réalité. La fig. 93, pl. V, mérite une attention particulière; elle montre des bourgeons vasculaires pleins qui passent de l'aire vasculaire dans la zone pariétale de l'embryon; si l'aorte était représentée, cette figure serait absolument complète et irréprochable; en tous cas, c'est la première fois, à ma connaissance, que l'on trouve un dessin aussi achevé de l'aire vasculaire et de ses rapports avec l'embryon. Nous reviendrons dans le cours de ce mémoire sur plusieurs de ces dessins.

Objets d'étude et méthodes techniques. — Pour voir le développement des aortes, il faut préparer des blastodermes entiers de poulet, que l'on examinera en surface pour étudier l'ensemble des réseaux vasculaires et des vaisseaux propres de l'embryon. Ce n'est que sur ces préparations d'ensemble que l'on peut se rendre compte des rapports que les vaisseaux intra-embryonnaires et extra-embryonnaires présentent entre eux. Les coupes ne peuvent servir qu'à étudier certains détails.

Les embryons étant fixés par la liqueur de Kleinenberg, on les colore au carmin boracique à l'alcool et on les monte dans la résine dammar. Le carmin boracique laisse aux embryons (même âgés de quarante-huit heures) une grande transparence; de plus, après son emploi, les diverses parties apparaissent colorées avec des tons différents, de sorte que les organes se distinguent très aisément les uns des autres. Le carmin aluné peut être aussi employé, mais il donne des colorations bien plus uniformes, et les préparations colorées par ce réactif sont à la fois moins belles et moins instructives.

Sur de telles préparations on peut étudier facilement le développement des aortes, au moins dans la portion postérieure du corps. Dans la portion antérieure, qui comprend la tête et le cœur, l'étude des vaisseaux est difficile pour plusieurs raisons, d'abord parce que cette région est déjà bien séparée des feuillets et de l'aire vasculaire avec laquelle elle ne communique plus que par le pourtour de l'orifice pharyngo-ombilical, ensuite parce que

son épaisseur est très grande. On trouve, en effet, à ce niveau, superposés en allant du côté ventral au côté dorsal, le cœur, le pharynx, et le tube médullaire; aussi les préparations ne sont plus assez transparentes pour permettre de suivre les contours délicats des vaisseaux, et, par suite, la formation des arcs aortiques et de la portion antérieure de l'aorte est restée pour moi assez obscure. Il n'en n'est pas de même pour la portion postérieure des aortes, comprise en arrière de l'orifice pharyngo-ombilical. Là, en effet, l'embryon largement ouvert sur la face ventrale par laquelle il s'applique sur le jaune est très mince, et il est facile de suivre les aortes dès leur première apparition. C'est à l'étude du développement de la portion postérieure des aortes, comprise entre l'orifice pharyngo-ombilical et la partie caudale du corps que je m'en tiendrai dans ce mémoire, laissant presque entièrement de côté la formation de la portion antérieure de l'aorte et des arcs aortiques.

Les embryons doivent être recueillis depuis la vingtième jusqu'à la cinquantième heure de l'incubation. Ce sont là des chiffres extrêmes auquels il ne faut d'ailleurs donner aucune valeur absolue. A cause de la variabilité bien connue du degré de développement que présentent les œufs après le même temps d'incubation, on est très embarrassé pour désigner l'âge relatif des embryons considérés. Je me suis arrêté à compter les protovertèbres et à classer les embryons d'après leur nombre. Je ne puis pas assurer que tous les embryons ayant le même nombre de protovertèbres aient tous leurs organes arrivés rigoureusement au même stade de développement; cependant tout ce que j'ai pu voir jusqu'ici me porte à le croire. Tous mes embryons ont été obtenus par l'incubation naturelle.

Le moment où l'on aperçoit pour la première fois les aortes sous la forme de vaisseaux creux (pourvus d'une lumière) parallèles à la corde dorsale et situés au-devant des protovertèbres, est facile à déterminer. Je ne vois point d'aortes dans des embryons comptant 5, 6, et 7 protovertèbres. Elles apparaissent au contraire plus ou moins bien développées dans des embryons à huit protovertèbres, et, à partir du moment où ce nombre de segments est atteint, on les rencontre toujours.

Mathias Duval ne figure pas encore les aortes dans des embryons qui possèdent onze (Pl. V, fig. 89) et même quinze (Pl. V, fig. 93)

protovertèbres; mais ses coupes (Pl. XV, fig. 246 et 247) qui appartiennent à un embryon muni de huit protovertèbres, montrent bien ces vaisseaux. Les aortes sont donc toujours présentes à partir du moment où les huit premiers segments sont constitués.

Je prendrai comme point de départ des descriptions un embryon tel que celui représenté pl. I, fig. 3, qui possède dix protovertèbres. Les deux aortes apparaissent comme deux vaisseaux qui courent le long des protovertèbres, dépassant légèrement le bord externe de ces dernières, et qui s'étendent depuis la première protovertèbre en avant, jusque vers la dernière en arrière au niveau de laquelle elles s'effilent et disparaissent. Ces vaisseaux offrent une constitution et des rapports qui varient suivant la région que l'on envisage.

Immédiatement en arrière du cœur, jusque vers le quatrième segment, ce sont de simples tubes, à peu près rectilignes, ne présentant sur leur trajet aucune branche latérale et n'émettant aucun rameau (1, fig. 3).

A partir du quatrième segment on voit se détacher de leur bord externe des canaux très grêles (Vg, fig. 3), qui traversent la zone pariétale (Zp), et viennent s'ouvrir largement dans les vaisseaux de l'aire vasculaire. Ces rameaux latéraux sont toujours d'un très petit diamètre, de sorte qu'ils n'établissent entre l'aorte et les vaisseaux de la périphérie que des communications peu importantes; ils sont situés les uns au-dessus des autres en allant d'avant en arrière, à des distances variables, et leur nombre ni leur position ne répondent en rien au nombre ni à la place des segments du corps dans le voisinage desquels ils sont placés : ils ne sont pas distribués métamériquement. On rencontre ces rameaux grêles jusque vers la septième protovertèbre [1].

A partir de cette dernière l'aorte communique très largement avec les vaisseaux de l'aire vasculaire. On voit, en effet (3, fig. 3), que sur le bord externe de l'aorte viennent s'aboucher une série de troncs courts et larges qui se rendent directement dans le vaste réseau vasculaire extérieur à l'embryon. Au premier coup d'œil, surtout si l'on n'emploie pas des grossissements suffisants, il semble que l'aorte s'écartant un peu de la ligne médiane vienne

1. Ces vaisseaux ont été figurés par Cadiat, qui d'ailleurs n'a pas insisté sur leur disposition. Cadiat, *Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'embryon*. (*Journal de l'Anat.*, 1878, t. XIV.)

se terminer en dehors par une sorte d'expansion qui se confondrait avec l'aire vasculaire, mais si l'on examine plus attentivement, on voit qu'en réalité l'aorte ne se recourbe pas simplement en dehors pour se déverser dans l'aire vasculaire, mais qu'elle se continue au contraire par une pointe plus ou moins allongée qui reste dans la même direction qu'elle, et la prolonge en arrière. Cette pointe que l'on peut voir dans les fig. 3, 4 et 5, est particulièrement bien marquée dans la fig. 5, pl. II. La portion de l'aorte communiquant largement avec l'aire vasculaire occupe une étendue variable suivant les cas. Chez les embryons qui ont moins de quinze protovertèbres, elle ne va guère au delà du dernier segment; chez des embryons plus âgés, elle se prolonge dans la partie encore non segmentée du corps, en arrière, en se rapprochant de l'extrémité postérieure.

Au-dessous de cette région on ne trouve plus de vaisseaux creux, apparaissant, dans les préparations vues par transparence, comme des cylindres clairs, mais on distingue un réseau de cordons pleins, fortement colorés (Cv, fig. 3) qui se fusionnent en divers endroits avec les vaisseaux creux de l'aire vasculaire. Ce réseau, étendu sur la partie postérieure de l'aire vasculaire, pénètre aussi dans le corps de l'embryon; très riche dans la zone pariétale (Zp, fig. 3), il dépasse un peu en dedans le bord interne de cette dernière, et il forme en suivant ce bord une ligne brisée et discontinue qui se place dans le prolongement de l'aorte (fig. 3, 4, 5).

Il y a donc à considérer dans l'aorte quatre régions distinctes.

Dans la première, située immédiatement en arrière du cœur, l'aorte est constituée par un vaisseau simple, n'émettant et ne recevant aucune branche collatérale.

La seconde région, qui répond à la portion moyenne de la série des segments, est caractérisée par la présence de vaisseaux grêles et rares, qui, partant du bord externe de l'aorte vont se jeter, en dehors de la zone pariétale, dans l'aire vasculaire.

Dans sa troisième portion, l'aorte communique au contraire très largement avec l'aire vasculaire par une série de troncs courts et larges, et cette communication est si franche et si naturelle que l'on peut considérer l'aire vasculaire comme empiétant sur l'embryon, où elle se terminerait par un tronc longitudinal droit, l'aorte, comparable au tronc qui la limite en dehors, au sinus terminal.

Enfin, la quatrième région, située en arrière de l'aorte canaliculée, est caractérisée par la présence d'un réseau de cordons pleins, qui passe sans transitions de l'aire vasculaire dans le corps de l'embryon.

En parcourant nos dessins, de la fig. 3 à la fig. 6, il est facile de voir que la lumière de l'aorte qui cesse dans la fig. 3 à peu près immédiatement en arrière de la dernière protovertèbre, se prolonge beaucoup plus loin dans la fig. 5 et atteint enfin l'extrémité postérieure du corps dans la fig. 6. En même temps le réseau des cordons pleins diminue d'étendue en disparaissant au fur et à mesure que l'aorte canaliculée s'allonge. Ceci nous montre que l'aorte se forme peu à peu d'avant en arrière, ainsi que l'a déjà dit His (*loc. cit.*, p. 100); la série d'embryons que j'ai recueillis m'a permis de suivre facilement ce développement, qui s'effectue surtout, comme le montrent les figures, au niveau des deux dernières régions (troisième et quatrième) que nous avons décrites dans l'aorte. Nous étudierons donc ces régions dans des dessins faits à un plus fort grossissement que celui de la fig. 3, afin de prendre une connaissance plus complète des transformations que subissent les parties.

La fig. 4 représente la partie postérieure d'un embryon pourvu de dix protovertèbres. On n'a figuré que les trois derniers segments, le huitième, le neuvième et le dixième; la région qui précède ces derniers, et qui n'est pas représentée dans la figure, n'est autre que la région des rameaux grêles (deuxième région), et ne mérite pas une description spéciale. On voit de chaque côté l'aorte (Ao), sous la forme d'un vaisseau légèrement sinueux qui recouvre le tiers externe de la huitième et de la neuvième protovertèbre, et qui se place tout à fait en dehors de la dixième, se dirigeant ainsi obliquement de haut en bas et de dedans en dehors. Vers sa partie inférieure située un peu en-dessous de la région segmentée, ce vaisseau se termine par de petites pointes qui ne sont pas creusées d'une lumière, mais sont constituées par un cylindre plein sur la constitution histologique duquel nous reviendrons plus loin. Ces pointes sont dirigées soit en bas, prolongeant ainsi la direction générale du vaisseau, soit en dehors. Le bord externe de l'aorte présente sur toute sa longueur les embouchures d'une série de troncs courts et larges, qui traversent perpendiculairement la zone pariétale de l'embryon et se jettent dans un réseau

de vaisseaux qui s'étendent dans l'aire transparente en formant un treillis à mailles rondes ou elliptiques. C'est le réseau de l'aire vasculaire. Ce réseau présente à ce moment la même disposition dans l'aire vasculaire et dans la zone pariétale de l'embryon, jusqu'à l'aorte; il est formé de mailles de dimensions à peu près égales partout, et les vaisseaux qui circonscrivent ces mailles ont à peu près partout le même calibre. On ne distingue encore nulle part des troncs principaux et des branches accessoires comme cela se présentera dans l'aire vasculaire d'un embryon plus âgé, et le réseau forme un tout sensiblement uniforme dans toute son étendue. De plus, il est impossible de distinguer dans ce réseau une partie appartenant en propre à l'embryon, d'une autre, extra-embryonnaire; on a bien affaire à un seul et unique réseau parfaitement continu et indivisible. C'est pour cela que j'ai déjà considéré plus haut le réseau de l'aire vasculaire comme empiétant sur le corps de l'embryon et le pénétrant en partie.

La région des cordons vasculaires pleins est, dans cet embryon, assez étendue; elle est constituée par des cordons d'épaisseur variable qui s'anastomosent en formant des mailles polygonales irrégulières. Certains de ces cordons sont régulièrement cylindriques, d'autres s'étirent en pointes; à leurs points de rencontre on trouve fréquemment des épaississements ou points nodaux qui sont plus gros qu'ailleurs dans la moitié inférieure de l'aire vasculaire. Ces cordons forment un réseau qui s'étend comme le réseau des vaisseaux de la région située immédiatement en avant de celle-ci, à la fois dans l'aire vasculaire et sur une portion du corps de l'embryon, sans changer de caractère, c'est-à-dire que nous avons un réseau de cordons vasculaires pleins, à la fois intra-embryonnaire et extra-embryonnaire et qui forme un tout parfaitement continu. Toutefois, dans le corps de l'embryon, les éléments de ce réseau qui sont les plus rapprochés de la ligne médiane se terminent par des pointes libres non anastomosées les unes avec les autres (fig. 4). On peut trouver aussi dans d'autres points du réseau quelques cordons vasculaires qui ne s'anastomosent pas entre eux de manière à constituer des mailles fermées; ces cordons se voient surtout dans le bord postérieur de la zone pariétale qui limite l'embryon en arrière.

Sur la limite entre la région pourvue de vaisseaux et la région qui possède seulement des cordons vasculaires, on voit que ces

derniers présentent avec les vaisseaux des rapports importants. Les fig. 4 et 5 montrent çà et là des cordons pleins qui s'insèrent en quelque sorte sur le dernier tronc qui passe de l'aorte dans l'aire vasculaire. Si ces cordons se creusaient d'une lumière, ils constitueraient des vaisseaux parfaitement continus avec ceux qui existent déjà. Sur maints autres points on voit que les cordons pleins plus grêles viennent s'implanter sur des troncs vasculaires canaliculés, avec lesquels ils ont en somme les mêmes rapports que ceux que les pointes pleines qui terminent l'aorte (fig. 4 et 5) ont avec ce vaisseau. Le réseau des cordons pleins forme donc un tout continu avec les vaisseaux déjà pourvus d'une lumière.

La fig. 5, pl. II provient d'un embryon pourvu de dix-huit segments. Les changements les plus importants à signaler sont surtout ceux qui résultent de l'allongement de l'aorte. Cette dernière descend beaucoup plus bas que les protovertèbres et s'est rapprochée de la partie postérieure de l'embryon. Les deux aortes constituent alors deux beaux vaisseaux allongés, placés de chaque côté du corps et qui communiquent encore très largement avec les vaisseaux de l'aire vasculaire, sans qu'il soit possible d'établir une distinction entre la portion du réseau vasculaire qui appartient à l'aire extra-embryonnaire et celle qui est comprise dans l'embryon. Ici la longueur de l'aorte permet de bien comprendre la comparaison de ce vaisseau avec le sinus terminal que j'ai proposée plus haut. En somme, les vaisseaux, à ce moment, constituent un vaste lacis à mailles assez régulières, s'étendant d'une part en dehors de l'embryon du côté de la périphérie où il a pour limites le sinus terminal, et empiétant d'autre part sur le corps de l'embryon dans l'intérieur duquel il est limité par un tronc longitudinal, la future aorte.

Dans la moitié droite de la figure, l'aorte présente un prolongement creux bien net, sur le bord externe duquel viennent s'insérer des cordons pleins filiformes qui se portent en dehors pour constituer les mailles d'un réseau. L'aorte se continue donc, dans ce cas, sous la forme d'un vaisseau perméable en dessous de la troisième région (région des communications larges avec l'aire vasculaire), et l'on voit bien qu'elle ne se déverse pas simplement dans l'aire vasculaire comme on l'a figuré quelquefois.

La région des cordons pleins perd peu à peu de son étendue devant l'extension progressive de la lumière des vaisseaux; la fig. 6

montre un embryon dans lequel la lumière de l'aorte s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure du corps; il n'y a plus de cordons vasculaires pleins dans l'embryon, si l'on excepte quelques pointes qui terminent l'aorte en bas et qui ne sont pas encore pourvues d'une lumière.

Avant d'aller plus loin, il importe de donner quelques détails histologiques sur la constitution des cordons vasculaires pleins et des premiers vaisseaux, que nous n'avons envisagés jusqu'ici que dans leur disposition générale et dans leur aspect, sans nous occuper de leur structure intime.

On sait depuis longtemps que les premiers vaisseaux sont constitués par des cordons cellulaires pleins. Remak et Kölliker considéraient les cordons comme nés au sein même du mésoderme, par une simple différenciation. C'est le mérite d'Uskow d'avoir montré que ces formations, auxquelles on peut très justement donner le nom de germes vasculaires, prennent leur origine dans l'entoderme de l'aire opaque, au niveau du bourrelet germinal, sous la forme de masses protoplasmiques à noyaux multiples, qui, se dégageant peu à peu de l'entoderme, prennent place entre ce dernier et le feuillet moyen.

Ces germes vasculaires sont d'abord isolés et indépendants les uns des autres; plus tard ils s'accroissent et tendent à se rejoindre, finalement ils s'unissent pour former le réseau déjà décrit. Leur accroissement est facile à vérifier, car leurs noyaux présentent toujours, à de nombreuses places, les phénomènes de la division indirecte. Au début, le réseau constitué par les germes vasculaires se glisse entre l'entoderme et le mésoderme, en restant parfaitement indépendant de ce dernier; plus tard, le mésoderme entoure les vaisseaux, leur forme une gaine, et comble les intervalles qui existaient primitivement entre eux, de telle manière que les vaisseaux semblent en définitive plongés au sein du feuillet moyen; mais c'est là une disposition secondaire. L'indépendance des germes vasculaires d'avec le mésoderme se conserve assez longtemps dans le voisinage de l'embryon, comme le montre la fig. 7, pl. II dans laquelle le mésoderme entoure complètement les vaisseaux sur les bords de la coupe, tandis qu'il les laisse tout à fait libres vers son centre. C'est là un fait connu depuis longtemps, et l'on sait aussi que l'aorte est longtemps encore dépourvue d'une enveloppe de mésoderme dans sa portion interne et inférieure, comme on peut le

voir sur la coupe 8, pl. II, qui appartient à un embryon âgé de quarante-huit heures. Tous ces faits ont reçu leur véritable explication par les travaux d'Uskow.

Il y a donc lieu d'admettre l'existence d'un germe ou d'un feuillet vasculaire indépendant du mésoderme. Cette opinion déjà ancienne, reprise dans les travaux auxquels j'ai fait allusion, a du reste été soutenue en France par Mathias Duval [1].

Les cordons formés par les anastomoses que contractent entre eux les germes vasculaires, sont constitués par des masses de protoplasma semées de noyaux, dans lesquelles on ne voit au début aucune indication de division en cellules. Ce sont donc des plasmodies, ou, si l'on veut, tout leur ensemble représente une immense cellule géante à noyaux innombrables. Ces cordons sont de dimensions variables : les uns, très fins, filiformes, ne présentent dans leur épaisseur qu'une seule file de noyaux, on les rencontre principalement dans la moitié antérieure de l'aire vasculaire, au voisinage de l'embryon ; les autres, plus courts et plus larges, se trouvent dans la moitié postérieure de l'aire vasculaire. C'est aussi dans cette région que l'on trouve les points nodaux les plus volumineux et les plus gros berceaux des globules sanguins.

Le mode de canalisation de ces cordons protoplasmiques a été bien indiqué par Uskow ; on peut en prendre une bonne idée dans la fig. 1, pl. I. On voit qu'au sein de la substance même des cordons apparaissent des vacuoles ovales ou arrondies, séparées les unes des autres par des lames de protoplasma renfermant parfois des noyaux. Peu à peu ces vacuoles grandissent, les lames protoplasmiques qui les séparaient deviennent très minces, puis se rompent ou se résorbent. Le cordon tout entier est devenu creux, et sa paroi est constituée par une couche mince de protoplasma dans laquelle sont placés des noyaux. Les vacuoles apparaissent çà et là à une certaine distance les unes des autres ; on peut voir (fig. 1, pl. I) deux grandes vacuoles, Vac, séparées par une portion de cordon encore très épaisse et ne présentant que quelques vacuoles plus petites, Vac′. On peut même trouver des vacuoles assez éloignées de la portion déjà canalisée du vaisseau, de sorte que, bien que la lumière se forme assez régulièrement d'avant en arrière, on ne peut pas dire qu'elle soit le prolongement direct et immédiat de

1. Mathias Duval, *Atlas d'Embryologie*, Introduction, p. 5.

la portion de lumière vasculaire qui existe déjà, ou, en d'autres termes, la lumière des vaisseaux se forme d'une manière discontinue par l'apparition de vacuoles remplies d'un liquide clair, qui sont d'abord disséminées çà et là, et se réunissent plus tard en une cavité commune.

Dans toute l'étendue de l'aorte canalisée d'un embryon pourvu de dix protovertèbres, on ne trouve encore aucun globule sanguin. Il est à remarquer aussi que dans toute l'étendue de l'embryon les cordons vasculaires se creusent sans donner lieu à la formation de berceaux des globules sanguins.

Un dernier point à mettre en évidence c'est que les vaisseaux sont généralement plus gros que les cordons pleins qui leur donnent naissance : il y a donc une distension des cordons par les vacuoles qui se produisent dans leur épaisseur.

Le réseau vasculaire une fois constitué est, comme on l'a vu page 9, très uniforme au début. Les vaisseaux, larges, circonscrivent des mailles ovales ou arrondies, auxquelles nous donnerons le nom d'espaces intervasculaires. Ce lacis sanguin rappelle en quelque sorte le réseau capillaire des alvéoles du poumon vu à un fort grossissement : les espaces intervasculaires représenteraient, dans ce cas, les fossettes intercapillaires rondes ou ovales dans lesquelles prennent place les noyaux de l'endothélium alvéolaire. Étant données la largeur des vaisseaux et les dimensions assez réduites des espaces intervasculaires, on peut regarder le réseau vasculaire comme une large nappe sanguine, trouée par les espaces arrondis qui existent entre les vaisseaux.

Les espaces intervasculaires méritent d'attirer l'attention. Dans les traités d'embryologie on a l'habitude de les considérer comme des îlots de cellules conjonctives interposées entre les vaisseaux ; c'est ce que l'on appelle les îlots de substance par opposition aux îlots de sang. Cela n'est pas exact pour tous les espaces intervasculaires. Il y en a qui sont effectivement occupés par des cellules conjonctives accumulées entre les vaisseaux, tels sont les espaces qui entourent le vaisseau V', fig. 7, mais il y en a aussi qui sont de véritables espaces vides compris entre deux troncs vasculaires voisins. Les premiers, c'est-à-dire les îlots de substance, se trouvent dans l'aire vasculaire en dehors du corps de l'embryon ; là, comme on l'a vu, le mésoderme a comblé les intervalles qui séparaient les vaisseaux, mais dans l'embryon ces derniers sont

encore libres au-dessous du mésoderme qui passe au-dessus d'eux sans s'infléchir, sans leur fournir aucune enveloppe et sans les séparer les uns des autres, V, V″, fig. 7.

Sur les vues de face il est très difficile de se rendre compte de la présence ou de l'absence des îlots de substance à cause de la multitude des plans cellulaires superposés dans la préparation; il faut absolument pour décider de ce point recourir aux coupes.

Passons maintenant à la description d'embryons plus âgés, tel que celui de la fig. 6, qui possède vingt-quatre protovertèbres. Déjà l'aorte est mieux séparée du système vasculaire périphérique, et étant donnée la présence de l'artère omphalo-mésentérique, la disposition générale des vaisseaux se rapproche, plus que celles qui ont été jusqu'ici décrites, de ce que l'on représente communément.

Le corps de l'embryon présente une zone pariétale encore large, mais au centre de cette dernière se trouve la zone rachidienne bien limitée par une sorte de repli saillant qui forme sur tout son pourtour comme un mur d'enceinte élevé en dehors de l'aorte. Cette limitation si nette est produite par le mouvement de reploiement en dessous de la splanchnopleure, que l'on peut déjà voir indiqué dans la coupe Lm, fig. 8. Comme premier indice de ce reploiement se montre la gouttière intestinale, puis, en dehors de chacun des gros vaisseaux (aortes) situés au-devant et au-dessous des protovertèbres, la lame fibro-intestinale du mésoderme forme comme un éperon ou un coin à sommet dirigé en bas et en dedans, qui semble vouloir s'enfoncer en dessous de l'aorte (Lm, fig. 8). Ce coin encore peu marqué s'accroîtra plus tard en passant au-dessous de l'aorte et en se dirigeant en dedans, puis arrivé sur la ligne médiane il s'unira avec son homologue du côté opposé qui aura effectué le même mouvement, en formant ce que les embryologistes appellent la suture mésentérique. C'est ce coin ou mieux ce repli du mésoderme que l'on voit dans le dessin d'embryon à plat, fig. 6, sous la forme d'un trait bien marqué, Lm, limitant les régions centrales du corps.

Étudions maintenant les vaisseaux : en haut on voit les deux aortes se rapprocher l'une de l'autre sur la ligne médiane et arriver presque au contact, puis à partir du point où elles redeviennent parallèles l'une à l'autre, on distingue sur leur bord externe l'origine d'un vaisseau volumineux, l'artère omphalo-mésentérique ou

artère vitelline de Balfour. Ce tronc qui se détache de l'aorte à angle droit au niveau des quatre derniers segments, résulte évidemment de la transformation d'une portion du réseau de l'aire vasculaire; plusieurs détails nous permettent de comprendre comment cette transformation a pu s'effectuer. On voit en effet que les deux artères vitellines sont constituées par au moins quatre troncs superposés, séparés les uns des autres par de petits îlots arrondis Ev′ et qui rappellent tout à fait les troncs qui font communiquer l'aorte et l'aire vasculaire. Immédiatement en dehors de ces îlots l'artère est constituée par un large canal unique, mais sur le trajet duquel on peut encore voir, çà et là, Ev, Ev′, quelques petits îlots ou espaces intervasculaires, qui, placés à la file dans le côté droit, divisent l'artère en deux troncs parallèles superposés, communiquant par des anastomoses courtes à angle droit. C'est à dire que dans cette portion on peut encore admettre l'existence d'un réseau au lieu d'un tronc unique; supposons les îlots intervasculaires résorbés, le tronc unique est créé par cela même. Cette résorption n'est pas une pure hypothèse; nous verrons qu'elle se réalise fréquemment en maints endroits du système vasculaire.

Au-dessous de l'artère omphalo-mésentérique l'aorte forme un tronc unique sur une très courte portion de son trajet répondant à la dernière protovertèbre, puis on voit de petits îlots, Eva, placés en file, qui la divisent plus ou moins en deux moitiés, mais déjà ces îlots ont perdu leurs contours circulaires pour devenir ovales et très allongés comme s'ils étaient comprimés latéralement par le développement des deux moitiés de l'aorte situées sur leurs côtés. Un peu plus bas, l'aorte émet en dehors un rameau qui communique avec un réseau grêle, Vg, situé dans la zone pariétale, et qui est en rapport d'une part avec l'aorte, d'autre part avec l'artère vitelline. Ce réseau grêle est une portion de l'aire vasculaire en voie d'atrophie, atrophie qui est due à une spécialisation plus complète des parties voisines de l'aire vasculaire, c'est-à-dire de l'aorte et de l'artère omphalo-mésentérique. A mesure que ces deux dernières sont devenues des voies plus importantes pour la circulation, les autres vaisseaux ne recevant que des quantités insignifiantes de sang, se trouvent effectivement réduits dans leur importance.

A partir de ce point l'aorte se présente comme un réseau allongé, c'est-à-dire que des espaces intervasculaires placés sur son trajet

la divisent çà et là en deux branches qui se réunissent ensuite au-dessous de l'îlot considéré pour former un tronc commun, bientôt de nouveau bifurqué. L'aorte s'étend ainsi jusqu'à la partie postérieure du corps où elle se termine par quelques pointes pleines; en dehors, elle communique encore fréquemment par des troncs bien développés avec le réseau qui s'étend sur la zone pariétale et au delà de cette dernière dans l'aire vasculaire. Rattachons cette disposition à celle que représente la fig. 5. Au moment où la splanchnopleure s'est repliée en dessous, elle a isolé une bande interne du réseau de vaisseaux et de cordons vasculaires pleins qui s'étendait si uniformément sur l'aire vasculaire et sur une partie de l'embryon. Cette portion du réseau primitif est de plus en plus isolée du reste par le développement du repli mésodermique qui formera la suture mésentérique; elle est en même temps renfermée dans le corps de l'embryon, et va devenir un système vasculaire propre à ce dernier. Pour passer de l'aorte telle que nous venons de la décrire avec ses îlots intervasculaires et ses communications latérales avec la périphérie, à l'aorte constituée par un tube simple, ne communiquant avec l'aire vasculaire que par l'artère vitelline, telle qu'elle existe sur des embryons plus âgés, il suffit de la disparition des espaces intervasculaires qui la divisent çà et là en deux troncs, et de l'oblitération de ses communications avec l'aire vasculaire. L'oblitération de ces communications se constate très facilement : on voit déjà chez l'embryon, fig. 6, que l'aorte ne communique plus avec les vaisseaux extérieurs que par des troncs bien moins développés qu'auparavant; de plus, on rencontre fréquemment sur l'aorte de petites pointes latérales (comme en dessus de Eva, fig. 6), qui ne sont autre chose que le reste d'une branche collatérale oblitérée par le développement de la lame mésentérique. Il est facile de suivre sur les préparations tous les stades de cette oblitération. Quant à la disparition des espaces intervasculaires et à la fusion de deux troncs voisins en un seul, elle est aussi très facile à suivre. Si l'on se souvient que dans l'embryon les vaisseaux ne sont pas séparés par des îlots de substance, et que les espaces intervasculaires sont de simples vides limités par les vaisseaux réduits à leur seule paroi endothéliale, on comprend aisément comment les espaces intervasculaires peuvent disparaître. On observe souvent que ces espaces, d'ovales ou arrondis qu'ils étaient, deviennent elliptiques puis allongés, comme si les vaisseaux qui les

limitent les comprimaient graduellement. Il vient un moment où les deux parois endothéliales de deux troncs voisins, placées en regard l'une de l'autre et qui étaient primitivement écartées, s'accolent l'une à l'autre et forment une lame unique qui cloisonne longitudinalement le vaisseau; puis, à un moment donné, cette lame se résorbe et la lumière du vaisseau devient unique. Le mécanisme de cette résorption est jusqu'ici absolument inconnu, mais le fait de la résorption est très réel. On peut d'ailleurs en citer de nombreux exemples dans le système vasculaire. Ainsi, lorsque les deux aortes s'accolent et se fusionnent en une seule, leurs parois internes soudées ensemble forment une cloison médiane qui disparaît d'abord par places, à ce qu'il m'a semblé, puis sur toute l'étendue de la réunion des deux vaisseaux. De même la cloison endothéliale, qui divise à un moment donné la cavité du cœur en deux moitiés, se résorbe, de même des portions importantes des arcs aortiques disparaissent, ainsi qu'on le sait depuis longtemps.

L'étude que nous venons de faire montre donc que la partie postérieure de l'aorte n'est pas autre chose qu'une portion du réseau vasculaire général qui s'est séparée de ce dernier et qui s'est spécialisée au service de l'embryon. On peut considérer l'aire vasculaire, au moins dans sa portion postérieure située en arrière des veines omphalo-mésentériques, comme constituée par deux moitiés qui ont la forme d'un demi-cercle limité en dehors par le sinus terminal qui forme la circonférence du demi-cercle, et en dedans par l'aorte qui en représente la corde. Ce demi-cercle s'étend à la fois en dehors de l'embryon et sur ce dernier de telle façon que son bord droit (l'aorte) soit placé un peu en dedans de la zone rachidienne. Par le reploiement en dessous de la splanchnopleure, et surtout par l'intervention de la lame mésodermique, qui formera la suture mésentérique, l'aorte se trouve isolée du reste du réseau vasculaire et renfermée étroitement dans le corps de l'embryon. Elle perd peu à peu les dernières connexions qui l'unissaient encore à l'aire vasculaire, et finit par devenir un vaisseau indépendant dévolu au seul service de l'embryon, comme cela se voit à la fin du troisième jour. Au point de vue morphologique, l'aorte n'est pas autre chose qu'une portion du système vasculaire qui forme en dehors de l'embryon un réseau si puissant. Ceci est tout en faveur de l'opinion de ceux qui avec His, Uskow, Mathias Duval,

admettent un feuillet vasculaire, puisque l'on voit que les premiers rudiments des vaisseaux de l'embryon forment avec les vaisseaux extra-embryonnaires un tout parfaitement lié et continu.

Les relations de l'aorte avec les vaisseaux de l'aire vasculaire, qu'il est si facile de voir dans la moitié postérieure de l'embryon, sont très difficiles à reconnaître dans la moitié antérieure, constituée par la tête, bien séparée de l'aire vasculaire, et ne communiquant avec cette dernière qu'au niveau de l'orifice pharyngo-ombilical. Est-ce une raison pour douter que les vaisseaux de cette région soient formés comme ceux de l'autre moitié par des bourgeons de l'aire vasculaire? Je ne le crois pas. Il est aisé de voir sur des embryons possédant de cinq à sept segments, des cordons vasculaires minces passer de l'aire vasculaire dans le cœur au niveau des futures veines omphalo-mésentériques; mais il m'a été impossible de les suivre plus loin, et surtout de trouver une sorte de guide pour leur direction et pour leur arrangement, comme celui que fournit le repli mésodermique de la suture mésentérique pour l'aorte. Le mécanisme de la formation de ces vaisseaux reste donc peu clair; on peut malgré cela accepter l'opinion de His qui admet leur formation par des bourgeons de l'aire vasculaire. Lorsqu'ils ont formé les arcs aortiques et l'aorte antérieure, ces bourgeons qui ont pénétré dans l'embryon en suivant la voie des veines omphalo-mésentériques, rejoignent les aortes postérieures qui ont envahi l'embryon par ses côtés, et s'unissent à elles. Il m'a été impossible de voir comment se fait cette union.

Je décrirai maintenant des stades antérieurs à l'apparition de l'aorte canaliculée, que l'on comprendra mieux maintenant que si leur description avait été placée au commencement de ce travail.

Lorsqu'on examine des embryons pourvus de deux ou de trois protovertèbres, on voit dans l'aire transparente, sur les préparations examinées de face, des réseaux formés par des cordons légèrement plus colorés que le fond, laissant entre eux des espaces circulaires clairs. On peut à première vue prendre de tels réseaux pour les premiers vaisseaux, mais c'est une erreur. Si l'on examine à un grossissement suffisant les cordons qui les constituent, on voit que ces cordons ne sont pas formés par des travées de protoplasma semées de noyaux, tels que le sont les germes vasculaires, mais qu'ils résultent simplement du rapprochement de nombreuses cellules mésoblastiques fusiformes, qui, étant plus

serrées là qu'ailleurs, forment des traînées plus colorées. D'ailleurs les coupes sur lesquelles il est facile de reconnaître les premiers germes vasculaires, n'en montrent jamais sur des embryons aussi jeunes, dans la portion de l'aire transparente qui confine à l'embryon. Les germes vasculaires qui commencent à apparaître à ce moment sont situés tout à fait à la périphérie.

Les dispositions que nous venons de signaler ne sont donc pas dues à la présence de vaisseaux ; après des observations nombreuses faites sur des embryons à plat ou sur des coupes, je me suis convaincu que ces apparences sont dues aux lacunes qui se creusent à ce moment dans le mésoderme et qui conduisent à la formation de la cavité pleuro-péritonéale. On sait que pour former cette cavité le mésoderme ne se clive pas d'un seul coup en deux feuillets, mais présente, au contraire, en maints endroits, de petites fentes plus ou moins étendues, séparées les unes des autres par des bandes de mésoderme restées pleines, et dans lesquelles les deux lames fibro-cutanée et fibro-intestinale sont encore confondues. Sur les coupes, ces lacunes bien connues de tous les embryologistes rappellent assez des vaisseaux vides. Les espaces clairs, compris entre les mailles du réseau que j'ai signalé ci-dessus, répondent à la cavité de ces lacunes, tandis que les cordons anastomosés sont produits par les bandes de mésoderme compact qui séparent les lacunes les unes des autres.

Il importe de se mettre à l'abri de cette première cause d'erreur, mais ceci fait, on a encore de grandes difficultés pour reconnaître les premiers cordons vasculaires parce qu'ils sont très grêles et qu'ils sont vus au milieu d'un grand nombre d'autres éléments histologiques, desquels il n'est pas facile de les distinguer sur les embryons examinés à plat. On ne peut guère les suivre avec quelque certitude que sur des embryons pourvus de cinq segments au moins.

Sur une série d'embryons possédant six et sept protovertèbres, on peut observer à peu de chose près les mêmes dispositions fondamentales. Dans l'aire vasculaire s'étendent des cordons vasculaires anastomosés, pleins, ou ne renfermant que des vacuoles de petite taille ; il n'y a pas encore de vaisseaux creux. Ces cordons se poursuivent jusque dans la zone pariétale du corps de l'embryon, principalement en arrière des protovertèbres et au niveau des plus postérieures de celles-ci, c'est-à-dire qu'ils s'étendent de

la troisième protovertèbre en avant, jusque vers la partie postérieure du corps en arrière. Ils forment là, dans le corps de l'embryon, des réseaux semblables à ceux de l'aire vasculaire et continus avec ces derniers, et se placent à la face ventrale et sur le bord externe des trois dernières protovertèbres. En avant de celles-ci, là où bientôt on verra l'aorte, on ne peut distinguer que quelques cordons grêles isolés, qui se rangent à la place où sera plus tard l'aorte, mais qui ne communiquent pas avec le réseau vasculaire placé en dehors d'eux dans l'aire vasculaire. Ces cordons représentent donc cette portion de l'aorte que nous avons décrite comme constituant la première et la seconde région, chez un embryon de dix protovertèbres, régions au niveau desquelles l'aorte ne communique pas du tout ou très peu avec l'aire vasculaire.

Sur de tels embryons il est facile de voir quelques cordons vasculaires filiformes passer de l'aire vasculaire dans le cœur au niveau de ce qui sera plus tard les veines omphalo-mésentériques, mais on ne peut pas suivre ces cordons au delà du cœur.

Ces systèmes de cordons pleins rappellent par leur disposition ce qui existera plus tard. En effet, ces cordons passent de l'aire vasculaire dans le corps de l'embryon en arrière des protovertèbres et au niveau des protovertèbres postérieures, et forment là des réseaux que l'on retrouvera plus tard à l'état de vaisseaux canalisés. Ces réseaux occupent les dernières régions (troisième et quatrième) que nous avons décrites dans un embryon de dix protovertèbres. En avant d'eux on ne trouve plus que quelques cordons grêles correspondant comme on l'a vu à nos première et seconde régions du même embryon. Il y a donc chez un embryon pourvu de six à sept protovertèbres un système de cordons vasculaires pleins qui a la même forme et les mêmes rapports que le système vasculaire creux que l'on trouvera plus tard.

Chez des embryons possédant quatre ou cinq protovertèbres, ce système de cordons pleins est discontinu, c'est-à-dire que l'on trouve des éléments de réseaux plus ou moins compliqués mais ne formant pas des mailles fermées, les germes vasculaires sont encore indépendants les uns des autres, de là une grande difficulté à les reconnaître et à les suivre.

A cause de cette indépendance des premiers germes vasculaires que l'on peut voir dans l'embryon, il y a lieu de se demander si ces germes ne se seraient pas formés sur place dans l'embryon, et

s'il y a vraiment une pénétration des vaisseaux de l'aire vasculaire dans l'embryon telle que l'entend His. Il s'agit simplement de s'entendre sur les mots. Que les premiers germes vasculaires puissent être indépendants les uns des autres, c'est une chose bien connue depuis longtemps, et l'on sait que les îles de sang situées à la périphérie sont d'abord isolées et ne communiquent que secondairement les unes avec les autres. Depuis, Uskow a montré avec beaucoup de soin que les germes vasculaires naissent isolément dans l'entoderme de l'aire opaque et aussi dans la portion du feuillet interne qui forme le passage entre le bourrelet germinal et l'entoderme à cellules plates qui existe au niveau du corps de l'embryon. L'aire opaque s'écarte de plus en plus de l'embryon; dans les premiers temps, elle était assez rapprochée de ce dernier et a pu semer çà et là quelques germes vasculaires qui sont situés assez près de l'embryon, ou même dans l'étendue de l'embryon qui s'est maintenant accrue, et qui auront bien peu de chemin à faire pour atteindre leur place définitive. Ces germes vasculaires s'accroissent, comme on sait, par une multiplication rapide de leurs éléments; il leur est donc facile de s'unir les uns avec les autres en un réseau continu qui envahit peu à peu toute l'étendue qui lui est réservée. C'est dans ce sens qu'il faut entendre, je crois, la pénétration des vaisseaux dans l'embryon. Quelques-uns des germes vasculaires sont situés soit dans la zone pariétale, soit assez près de cette dernière pour qu'un accroissement, assez faible de leur part, leur permette de l'envahir.

Cette manière de voir est certainement plus correcte que celle qui supposerait des bourgeons vasculaires partant d'un point assez éloigné de la périphérie pour s'avancer régulièrement et progressivement vers le centre comme les stolons d'une plante rampante s'avancent sur le terrain qui leur est offert. En réalité, des germes isolés s'accroissent et s'unissent les uns aux autres en formant des réseaux qui s'étendent certainement bien au delà des places qu'occupaient primitivement les germes eux-mêmes, et envahissent ainsi une certaine étendue de l'embryon. Cette extension se fait d'ailleurs dans tous les sens; elle a lieu aussi bien en dehors dans une direction centrifuge, que dans une direction centripète, du côté de l'embryon.

La formation du réseau de cordons vasculaires pleins de l'embryon se fait avec une grande rapidité et même une certaine brus-

querie, puisque ce réseau n'existe pas — en tant que formation continue — dans un embryon pourvu de cinq protovertèbres, tandis qu'il est bien développé dans les embryons qui possèdent sept segments. Sa constitution exige donc à peu près le même temps que la formation de deux protovertèbres, temps qu'il est impossible d'évaluer, mais qui doit être assez court, puisque l'on trouve parfois des différences de sept protovertèbres chez des embryons qui ont été couvés pendant le même nombre d'heures.

D'ailleurs cette rapidité dans la formation de certains organes ou de certains tissus est peut-être plus fréquente qu'on ne le suppose communément.

Les recherches que nous venons d'exposer, en nous montrant l'union intime, la continuité absolue qui existe entre les vaisseaux du corps de l'embryon et ceux de l'aire vasculaire, viennent confirmer les idées de His, d'Uskow, de Mathias Duval, qui, à différentes époques et de diverses manières, ont démontré l'existence d'un feuillet vasculaire indépendant du mésoderme. Sous le nom de feuillet, il ne faut pas entendre une lame cellulaire homologue aux feuillets embryonnaires qui constituent l'embryon au début; il faut voir simplement une formation autonome, distincte du mésoderme dans lequel on la faisait rentrer autrefois, et qui s'étend à la manière d'une lame ou d'un feuillet sur une large surface. On ne veut donc pas, par le mot feuillet vasculaire, indiquer un nouveau feuillet embryonnaire à ajouter à ceux que l'on connaît déjà.

La séparation si nette du germe vasculaire d'avec le mésoderme, conduit aussi à quelques réflexions sur la nature du feuillet moyen. Nous sommes bien loin aujourd'hui de l'idée que se faisait Remak du feuillet moyen. Le mésoderme n'est plus la source commune d'où sortaient à la fois les tissus de substance conjonctive, les muscles, les vaisseaux, le système nerveux périphérique, la corde dorsale, etc., etc. His en isolant son feuillet vasculaire avait porté le premier coup à la formule de Remak. Depuis, bien des attributs du mésoderme lui ont été justement enlevés; les ganglions spinaux sont rattachés à la moelle épinière et par elle à l'ectoderme, la corde dorsale est d'origine entodermique, et enfin tout le système vasculaire est montré comme engendré dans ses premiers rudiments par l'entoderme. Le mésoderme tel que le comprenait Remak n'était donc en somme qu'un ensemble confus, renfermant des ébauches organiques venues des deux feuillets primordiaux,

confondues dans un état d'indifférenciation histologique qui ne permettait pas de les distinguer les unes des autres. Cette idée de la nature en quelque sorte chaotique du mésoderme a été poussée à ses dernières limites par Kleinenberg qui, dans ses études si suggestives sur le développement des Annélides[1], a montré que l'on pouvait rattacher tous les organes des Lopadorynchus à l'un ou à l'autre des deux feuillets primordiaux, l'ectoderme et l'entoderme, et se passer du mésoderme comme source de systèmes organiques et de tissus. Les idées de Kleinenberg ne paraissent pas avoir été généralement acceptées, au moins dans la forme qu'il leur a donnée; cependant au lieu de considérer le mésoderme comme une formation univoque, on tend fortement à le regarder aujourd'hui comme formé de plusieurs ébauches primitivement distinctes. Je ne fais pas allusion à la théorie qui distingue, dans le feuillet moyen, un mésoblaste et un mésenchyme d'après l'arrangement épithélial ou non des cellules, car cette distinction est difficile à justifier dans la pratique, et l'on sait que chez le poulet, par exemple, l'épithélium qui entre dans la constitution des protovertèbres a été, à l'origine, un véritable mésenchyme; mais je veux parler de la conception qui donne une double origine au feuillet moyen, en admettant chez un même animal un mésoderme né au voisinage de la corde dorsale aux dépens de l'entoderme, le mésoblaste gastral, et un mésoderme engendré au pourtour du blastopore, le mésoderme péristomal (Rabl). Reconnaître au feuillet moyen des origines multiples c'est se rapprocher très près de la manière de voir de Kleinenberg.

Quoi qu'il en soit, le fait persiste de l'indépendance des premiers germes vasculaires d'avec le mésoderme, c'est un cas de plus d'un système organique rattaché jusqu'ici au feuillet moyen et qu'il faut distraire de ce dernier.

L'indépendance des germes vasculaires présente aussi un intérêt histologique. On confond très volontiers les premières formes du tissu connectif et du tissu vasculaire et sanguin. Les embryologistes parlent souvent du germe connectivo-vasculaire, et avant qu'Uskow n'eût démontré le contraire, on admettait volontiers que les îlots de substance connective et les réseaux sanguins qui les circonscrivent n'étaient que des différenciations d'une même formation pri-

1. N. Kleinenberg, *Zur Entstehung des Annel. aus der Larve von Lopadorynchus* (*Zeitschrift für wissenschafft. Zoologie*, 1886, t. 44).

mitive. Cependant si les données d'Uskow sont vraies, et tout me porte à le croire, il y aura lieu de distinguer très nettement les germes vasculaires des cellules du tissu connectif jeune, car ce sont deux ordres d'éléments bien distincts par leur origine, et qui ne se transforment pas l'un dans l'autre.

La continuité de l'aorte avec les réseaux de l'aire vasculaire, et l'indépendance du premier système vasculaire d'avec le mésoderme, montrent qu'au début la distinction est facile à faire entre les germes vasculaires et le tissu connectif. Malheureusement plus tard la distinction devient plus difficile, car la forme extérieure des cellules, qui est encore aujourd'hui à peu près la seule donnée histologique que nous possédions pour les distinguer les unes des autres, n'est pas un critérium suffisant. Ainsi la forme en cellules plus ou moins rameuses, fusiformes ou étoilées, qui est celle du tissu connectif jeune n'est pas seulement propre à ce tissu. Comme on le sait, le tissu qui donnera plus tard les protovertèbres est au début un véritable mésenchyme, puis il se transforme en un épithélium; mais pendant qu'il se transforme ainsi, il présente encore longtemps des cellules à prolongements ramifiés analogues aux cellules du tissu conjonctif muqueux. En effet les cellules qui vont former les protovertèbres se groupent autour d'un centre comme de nombreux rayons (voir Mathias Duval, *Atlas*, pl. VI, fig. 97), et forment ainsi des petites masses à la périphérie desquelles les cellules présentent pendant quelque temps des prolongements protoplasmiques simples ou ramifiés comme les cellules connectives. J'ai vu plusieurs fois deux centres de formation pour une seule protovertèbre, et alors la forme mésenchymateuse des cellules était encore plus marquée. Ces formes cellulaires résultent-elles des mouvements amœboïdes des éléments qui se meuvent pour se grouper autour du centre d'attraction? Je le crois, et je me propose de le rechercher dès que les circonstances me le permettront; en tous cas, elles sont faciles à constater dans les cellules qui constituent la protovertèbre au début, et ce n'est que lorsque leur arrangement est définitif que les cellules protovertébrales prennent la forme épithéliale, en vertu même de cet arrangement en un ordre régulier. C'est là un des meilleurs exemples pour montrer, comme l'a dit Kleinenberg (*loc. cit.*, p. 16), que la forme des cellules résulte simplement de leurs rapports réciproques et de leurs fonctions. Cela montre aussi la difficulté de distinguer les

éléments des divers tissus simplement sur leur forme extérieure, et la nécessité d'asseoir sur des bases plus solides les moyens de reconnaître et de distinguer les uns des autres ces éléments. Pour cela s'impose une étude plus attentive de la constitution du protoplasma et surtout peut-être de la constitution des noyaux, étude faite avec tous les moyens perfectionnés de la cytologie actuelle.

Ce travail a été envoyé au *Journal de l'Anatomie* le 28 mai dernier, et ses principales conclusions ont été résumées dans une note présentée à la Société de Biologie, séance du 30 mai 1891. Peu de temps après, M. Dareste, décrivant à nouveau dans les Comptes rendus de l'Académie des sciences, séance du 29 juin 1891, la formation du mésentère, ajoute que la soudure des deux moitiés de l'aire vasculaire sur la ligne médiane du corps de l'embryon se produit corrélativement à la formation de cet organe. Cela s'explique, pense-t-il, par le fait que les vaisseaux, se développant dans la lame fibro-intestinale du mésoderme, ne peuvent se rencontrer sur la ligne médiane qu'après que les lames fibro-intestinales droite et gauche y sont arrivées elles-mêmes pour former le mésentère.

Je ne puis partager cette manière de voir. J'espère avoir démontré ci-dessus le rôle que le repli mésentérique de la lame fibro-intestinale joue dans la formation de l'aorte en isolant cette dernière du réseau vasculaire général dont elle fait primitivement partie, mais je crois avoir démontré aussi que les aortes occupent une position assez voisine de la ligne médiane, bien avant que la lame fibro-intestinale se rapproche de cette dernière. Elles ne peuvent donc pas avoir été amenées là par cette lame. La fig. 7, pl. II montre l'aorte située *au-dessous des protovertèbres*, et sans aucun rapport avec la lame fibro-intestinale qui est située bien plus en dehors. C'est là une disposition constante comme le prouvent les fig. 246 et 247 pl. XV, 262 pl. XVI et 278 pl. XVII de l'*Atlas* de Mathias Duval.

En somme, le système vasculaire n'est pas lié d'une manière absolue à la lame fibro-intestinale. Il se développe indépendamment de cette dernière et s'étend bien avant elle, jusqu'au voisinage de la ligne médiane. Le repli mésentérique, ainsi que je l'ai montré le premier (Soc. Biol., 30 mai), joue un rôle considérable dans la formation de l'aorte, mais ce rôle consiste surtout à individualiser ce vaisseau en l'isolant du reste de l'aire vasculaire et

en l'enfermant dans le corps de l'embryon auquel il appartiendra en propre désormais.

Conclusions.

1° Il est facile de suivre le développement des aortes dans toute la région du corps située en arrière de l'orifice pharyngo-ombilical.

2° Dans cette région, chez les embryons possédant de cinq à sept protovertèbres, des cordons protoplasmiques pleins (germes vasculaires), d'abord isolés, s'unissent en formant un réseau qui s'étend à la fois sur l'aire vasculaire et sur une portion de l'embryon.

3° Dans l'embryon, ce réseau occupe, de chaque côté du corps, la zone pariétale et une portion de la zone rachidienne. Il s'avance en effet jusque sur la moitié externe de la face ventrale des protovertèbres, où il est limité par un cordon longitudinal parallèle à la corde dorsale.

4° Ce réseau de cordons pleins se creuse bientôt d'une lumière et se transforme en un lacis de vaisseaux sanguins qui s'étend à la fois sur la vésicule ombilicale (aire vasculaire) et sur l'embryon.

5° Il n'y a pas de limite tranchée ni de différence de forme entre la portion intra-embryonnaire et la portion extra-embryonnaire de ce réseau, de sorte que l'on peut considérer pour l'embryon et pour ses annexes un seul système vasculaire parfaitement un et continu, et disposé en deux moitiés semi-circulaires, limitées du côté de la périphérie par le sinus terminal, du côté de l'embryon par un tronc longitudinal placé au-dessous des protovertèbres.

6° Le repli du feuillet fibro-intestinal qui va former le mésentère sépare de la portion extra-embryonnaire du réseau la portion intra-embryonnaire, dont les éléments se fusionnent finalement en un tronc unique (l'aorte) qui appartient à l'embryon, et ne communique plus avec l'aire vasculaire que par l'artère vitelline.

Explication des planches I et II.

Lettres communes à plusieurs figures.
Ao. — Aorte.
Aom. — Artère omphalo-mésentérique.
Av. — Aire vasculaire.
C. — Cœur.
Cd. — Corde dorsale.
Cv. — Cordons vasculaires pleins.
Ev, *Ev'*. — Espaces intervasculaires.
Eva. — Espaces intervasculaires en voie d'atrophie.
Lm. — Lame mésentérique du mésoderme.
Pr. — Protovertèbres.
M. — Tube médullaire.
V, *V'*, *V''*. — Vaisseaux.
Vg. — Vaisseaux grêles.
Zp. Zone pariétale.

PLANCHE I.

Fig. 1. — Portion du réseau vasculaire, y compris l'aorte, pour montrer le développement de la lumière des vaisseaux. Embryon avec huit protovertèbres. *Oc.* 3, obj. 6 Reichert. *Vac*, grandes vacuoles; *Vac'*, vacuoles plus petites; *lp*, lames protoplasmiques.

Fig. 2. — Portion du réseau vasculaire (même embryon) pour montrer la continuité des vaisseaux canalisés avec les cordons vasculaires pleins. *Oc.* 1, obj. 6 Reichert.

Fig. 3. — Embryon avec dix protovertèbres vu par la face ventrale. *Oc.* 1, obj. 0 Verick. 1, 2, 3, 4. Première, deuxième, troisième et quatrième régions de l'aorte.

Fig. 4. — Partie postérieure d'un embryon pourvu de dix protovertèbres. *Oc.* 1, obj. 3 Reichert.

PLANCHE II.

Fig. 5. — Partie postérieure d'un embryon possédant dix-huit protovertèbres. Face ventrale. *Oc.* 1, obj. 3 Reichert.

Fig. 6. — Partie postérieure d'un embryon avec vingt-quatre protovertèbres. Face ventrale. *Oc.* 1, obj. 2 Verick.

Fig. 7. — Coupe transversale d'un embryon à dix protovertèbres. *Oc.* 3, obj. 4 Reichert.

Fig. 8. — Coupe transversale d'un embryon âgé de quarante-huit heures. *Oc.* 3, obj. 4 Reichert.

LES GRANULATIONS DE PACCHIONI

LES LACUNES VEINEUSES DE LA DURE-MÈRE

Par le Dr TROLARD,
Professeur à l'École de médecine d'Alger.

Bien que depuis Willis de nombreux anatomistes se soient occupés des granulations de Pacchioni, le sujet n'est point encore épuisé. La structure de ces productions est à peu près établie aujourd'hui, mais leur évolution est peu connue.

C'est ce dernier point que je vise principalement dans cette étude, et c'est en m'appuyant sur cette évolution que je proposerai une théorie de leurs usages.

Avant de passer aux granulations, je dois d'abord décrire les lacunes veineuses de la dure-mère, en raison des relations étroites qui existent entre les unes et les autres.

Les lacunes veineuses de la dure-mère.

Voici la description que j'en ai donnée en 1868 : « Les veines méningées, les veines diploïques et les émissaires de Santorini ne s'ouvrent pas directement dans le sinus longitudinal : je vais décrire leur mode de terminaison.

Quand on a enlevé la calotte crânienne, on voit plusieurs petites tumeurs noirâtres situées les unes derrière les autres, de chaque côté du sinus longitudinal supérieur. Ces tumeurs sont quelquefois complètement fermées ; elles ont alors une paroi supérieure formée par la dure-mère ; d'autres fois, cette paroi supérieure présente une ou plusieurs ouvertures plus ou moins considérables, taillées comme à l'emporte-pièce, et à travers ces ouvertures passent des

corpuscules de Pacchioni. Elles sont d'inégal volume; les plus grosses, qui vont jusqu'à avoir celui d'une aveline, correspondent toujours à la partie moyenne du sinus longitudinal. Elles sont logées dans les dépressions qui occupent le bord supérieur des pariétaux; quand ces dépressions osseuses ont des orifices (et nous verrons que ce sont ceux des canaux veineux), ceux-ci correspondent aux ouvertures dont je viens de parler.

Si l'on incise la dure-mère au niveau de ces tumeurs, on se trouve en présence de véritables cavités. Leur paroi inférieure est formée par les corpuscules de Pacchioni; leur paroi supérieure et latérale est constituée, comme je l'ai déjà dit, par la méninge externe; des tractus fibreux, s'entre-croisant de manière à représenter un tissu aréolaire, vont d'une paroi à l'autre. La paroi supérieure est lisse, et je suis porté à croire qu'elle est tapissée par la membrane interne des veines.

La structure de ces cavités est surtout très facile à constater sur celles qui se trouvent à la partie moyenne du sinus et qui correspondent aux terminaisons des veines méningées antérieures.

Quand on arrache violemment la calotte crânienne, on voit sourdre du sang veineux en plus ou moins grande quantité; c'est de ces cavités qu'il provient. Une injection solidifiante poussée par les veines les remplit entièrement. Quand on veut avoir une preuve immédiate de leur communication avec les veines méningées, il suffit de piquer une de celles-ci avec un petit tube de verre et d'insuffler de l'air. Immédiatement on voit se distendre la cavité qui correspond à la veine insufflée, puis presque aussitôt celles qui se trouvent en avant et en arrière d'elle; le sinus s'injecte en même temps.

La dissection rend compte de ce fait expérimental; il y a, en effet, communication de ces cavités avec les veines méningées et les veines cérébrales d'une part, et avec les sinus d'une autre part.

Les veines méningées y aboutissent directement. Quant aux veines cérébrales, elles ne s'y terminent pas; un peu avant leur terminaison dans le sinus, à une distance variable, elles présentent de petits orifices qui établissent la communication.

Voilà déjà deux ordres de vaisseaux venant apporter du sang dans nos cavités; il y en a un troisième. Celui-là n'est pas constant, il est vrai; mais le plus souvent, presque toujours devrais-je dire, il existe. Ce sont les canaux veineux; ils viennent y aboutir par ces

orifices que l'on aperçoit au fond des dépressions du bord supérieur des pariétaux.

Les émissaires de Santorini viennent se terminer dans ces cavités.

Il me reste à parler de leurs communications avec le sinus. Elles communiquent d'abord avec lui par les veines cérébrales; mais, de plus, elles ont des points directs d'abouchement. Quand on examine le sinus à l'intérieur, on voit, outre les orifices volumineux des veines cérébrales, d'autres orifices plus petits situés sur les angles latéraux. En introduisant un stylet par ces ouvertures, on pénètre dans les cavités.

J'ai dit plus haut que lorsqu'une d'elles venait à être insufflée, on voyait successivement se distendre toutes les autres; c'est qu'en effet, elles communiquent toutes les unes avec les autres. Il est facile de s'en assurer par la dissection.

Il existe donc sur les côtés du sinus longitudinal supérieur une série de lacs sanguins, de petites cavités ampullaires à structure aréolaire. Ces lacunes logent les corpuscules de Pacchioni, reçoivent du sang veineux des veines méningées, des veines cérébrales, des canaux diploïques, des émissaires de Santorini, et communiquent directement avec le sinus. Leur nombre est variable; elles s'étendent quelquefois de la partie moyenne du frontal jusque près du confluent d'Hérophile; d'autres fois, elles semblent bornées à la suture bi-pariétale.

« ... Il faut aussi noter que c'est chez les vieillards que l'on rencontre le plus de corpuscules de Pacchioni, et que c'est chez eux que l'on trouve aussi des canaux veineux et des veines méningées très développés. Il y a là une coïncidence de faits dont les physiologistes sauront tirer parti.

« ... Ainsi se trouverait assurée la circulation des veines de Galien; celle des veines qui viennent se jeter dans le sinus longitudinal est assurée par les communications de ces vaisseaux avec les cavités pacchioniennes. Si le sang veineux subit un retard dans le sinus, il passe dans ces cavités et de là dans les canaux veineux, soit directement quand elles présentent des orifices diploïques, soit indirectement par l'intermédiaire des veines méningées, lesquelles communiquent toujours avec le tissu diploïque. »

A cette description que j'ai tenu à reproduire intégralement, afin qu'on puisse la comparer à d'autres textes — postérieurs à 1868 — je n'ai aujourd'hui que quelques détails à ajouter.

On vient de voir que les veines cérébrales communiquent avec les lacs sanguins par de petits orifices, un ou deux, pas davantage. Suivant que la veine côtoie le lac ou est située au-dessous de lui, les ouvertures se voient sur le côté de la veine ou sur sa paroi supérieure. Quand elles semblent manquer, il faut aller les chercher très près de l'embouchure de la veine, presque dans le sinus.

Indépendamment des petits orifices qui font communiquer les lacs sanguins avec le sinus longitudinal, il n'est pas rare d'en rencontrer d'autres beaucoup plus grands, et que l'on est tenté de prendre pour des orifices de veines cérébrales, tellement ils sont grands; c'est ce qui m'est arrivé dans mes premières recherches.

Ces orifices ont quelquefois la même longueur que la cavité elle-même. En soulevant leur arc supérieur, on pénètre largement dans cette cavité. C'est par ces grandes fenêtres que l'on peut le mieux se faire une idée de l'aspect et de la configuration des lacunes veineuses, car elles laissent apercevoir plus nettement le tapis de granulations étendu sur le plancher, et les tractus fibreux qui, allant de l'une à l'autre paroi, cloisonnent la chambre. Les fenêtres elles-mêmes sont le plus souvent grillagées par des travées fibreuses.

C'est par ces orifices que pénètrent dans le sinus la plupart des paquets de granulations que l'on rencontre dans l'intérieur de ce vaisseau. Les autres granulations qui y pénètrent sans provenir des lacunes sont beaucoup plus rares et à l'état isolé.

On ne rencontre guère ces grandes ouvertures qu'à la période adulte des granulations, c'est-à-dire dans la période de pleine activité. Avant cette époque, on peut assister à leur formation qui est due à l'amincissement, à l'usure de la paroi de séparation placée entre la lacune et le sinus.

Les lacunes communiquent donc avec le sinus soit par les larges orifices dont je viens de parler, soit par de petits orifices, plus ou moins nombreux, s'ouvrant ordinairement dans l'angle supérieur du sinus. Je n'ai pas encore eu l'occasion de rencontrer les canaux de communication que Ch. Labbé a décrits et fait dessiner. Comme il arrive quelquefois qu'un petit embranchement veineux se détache d'une veine cérébrale contiguë à une lacune, et contourne cette lacune ou passe par-dessus celle-ci, peut-être est-ce cet embranchement qui a été pris par Ch. Labbé pour un conduit particulier de communication.

Les lacunes communiquent toutes entre elles, ai-je dit; mais seulement lorsqu'elles ont acquis un certain volume, dois-je ajouter.

Leur volume est également variable suivant l'âge. Elles auront une longueur moyenne de 1 centimètre à 1 cent. et demi lorsquelles auront atteint leur plein développement respectif; mais cette longueur pourra doubler et dépasser même 3 centimètres lorsqu'il y aura fusion de deux cavités voisines. Les plus volumineuses, et les plus constantes aussi, sont celles qui correspondent à l'origine des veines méningées moyennes et de la grande veine anastomotique, et qui sont situées à 2 centimètres environ l'une de l'autre, — celle des veines méningées en avant — au niveau de la partie moyenne de la suture bi-pariétale.

Indépendamment des lacunes qui sont situées le long de la suture sagittale, il y en a une dont la présence est si fréquente qu'on peut la considérer comme constante. Elle est située dans la fosse sphénoïdale, à sa partie moyenne le plus souvent, entre le sinus de la veine anastomotique et les veines méningées moyennes qui sont également sinusiennes dans cette région. Cette lacune est tributaire des deux sinus, tantôt de l'un seulement, le plus ordinairement de la veine anastomotique.

Au sujet des dépressions osseuses qui reçoivent les lacunes veineuses, je dirai aussi que l'on ne rencontre pas autant de ces cuvettes qu'il existe de lacunes. Tant que celles-ci ne soulèvent pas le feuillet superficiel de la dure-mère, elles ne déterminent pas d'empreintes sur la voûte. Il ne faut donc pas préjuger de la présence ou de l'absence des lacunes d'après les dépressions osseuses.

Sappey admet l'existence des réservoirs sanguins; mais il conteste la structure que j'en ai donnée. Il les désigne sous le nom de « saillies veineuses », et les considère « comme formées par des veinules dilatées, anastomosées et reliées entre elles par les fibres dissociées de la dure-mère ».

D'après cette opinion, on aurait affaire à de véritables paquets variqueux. Or je répondrai d'abord qu'il est tout au moins surprenant de voir un état pathologique fréquent au point d'être une règle presque absolue à partir d'un certain âge. Je dirai ensuite que la nature se fût montrée bien imprévoyante ou bien imprudente en entourant ainsi le bord supérieur du cerveau d'une bordure de veines variqueuses.

Au surplus, les veinules dont parle Sappey n'existent pas. Les veines cérébrales, à leur embranchement dans le sinus, sont largement calibrées et par suite très isolables ; elles reçoivent quelquefois des affluents, mais eux aussi sont d'un calibre appréciable. Pas plus sur ces troncs secondaires que sur les troncs principaux, on ne voit de veinules. En admettant même ces veinules et un pelotonnement de vaisseaux, on devrait de temps à autre rencontrer des cas qui permettraient de débrouiller le lacis veineux, alors que l'enchevêtrement ne fait que commencer ; on devrait aussi y trouver les orifices béants des canaux veineux, ainsi que cela se voit dans les renflements variqueux. Je n'ai jamais noté rien de cela. J'ai toujours pu suivre les veines situées dans le voisinage ou au-dessous des lacs et m'assurer que, sans modifier aucunement leur calibre, elles vont se jeter dans le sinus, ne présentant sur leurs parois que les orifices de communication avec le lac, orifices dont j'ai parlé plus haut.

On a dit aussi que les lacs sanguins n'étaient autres que des dilatations de veines à leur embouchure ou près de leur embouchure dans le sinus. S'il est vrai que l'on rencontre quelquefois — très rarement devrais-je dire — sur les bords du sinus longitudinal des ampoules veineuses résultant de la fusion de deux ou trois veines, ces ampoules sont arrondies, d'un volume dépassant à peine le calibre du plus gros affluent ; elles ne renferment jamais de granulations et n'ont d'autres orifices que ceux des affluents, lesquels s'ouvrent à plein canal dans leur intérieur.

Quant aux lacs sanguins, ils ont pour caractères distinctifs : 1° leur forme allongée d'avant en arrière ; 2° leur isolement des veines cérébrales ; 3° leurs communications avec les veines cérébrales voisines par de petits orifices ; 4° leur communication avec le sinus par plusieurs petits orifices ou par une large fenêtre ; 5° leur communication fréquente avec le réseau veineux du diploë ; 6° la présence de granulations méningiennes ; 7° leur structure trabéculaire.

Aux seules cavités présentant ces caractères doit être réservée la dénomination de lacunes veineuses. Les ampoules veineuses n'ont aucun de ces caractères ; et jamais il ne m'a été donné d'assister à une période quelconque de transformation de ces ampoules en lacunes veineuses.

Je viens de dire que l'on rencontre très rarement des ampoules veineuses dans le voisinage du sinus longitudinal supérieur ; il n'en

est pas de même sur la tente du cervelet. Là, plus ou moins près du coude du sinus latéral, il existe presque constamment une ampoule formée par la réunion de trois, quatre et même cinq veines, qui viennent s'y jeter en tourbillonnant à la façon des *vasa vorticosa* de la choroïde. Eh bien! cette ampoule, ou ces ampoules, car il y en a quelquefois deux et même trois — seulement dans ces cas elles n'ont pas plus de deux affluents — conservent toujours leurs caractères de simples dilatations et ne contiennent jamais de granulations. Une seule fois, j'ai vu quelques corpuscules dans l'une d'elles; seulement ils venaient du sinus latéral [1] et avaient consécutivement envahi la veine, comme cela se voit pour les veines cérébrales; mais il ne s'agit dans ces cas que d'un effet secondaire, tandis que, comme je le montrerai après avoir parlé des granulations, celles-ci font partie intégrante de la lacune veineuse : granulations et lacunes sont deux éléments connexes d'un même appareil.

Key et Retzius ne se compromettent pas beaucoup au sujet de la connexité entre ces deux éléments : « Les lacunes veineuses sont généralement distendues par les villosités de Pacchioni... Plusieurs de ces lacunes contiennent seulement un petit nombre de villosités. En général, on peut dire pourtant — et cela surtout quand on ouvre un grand nombre de lacunes et qu'on les étale — que la plupart de ces villosités ont leur siège et leur résidence dans les lacunes, c'est-à-dire que les lacunes sont particulièrement destinées aux villosités de Pacchioni. » Il y en a un peu pour tous les goûts, comme on voit. Pour ma part, je n'hésite pas à poser qu'il n'y a pas de lacune sans villosités, ce qui n'implique pas d'ailleurs la réciprocité, ainsi qu'on me l'a fait dire.

Historique. — C'est dans la thèse de Faivre [2] que l'on trouve la première mention des lacunes veineuses de la dure-mère :

« Ces ouvertures (du sinus longitudinal supérieur) sont de trois ordres; si, en effet, on introduit successivement dans chacune d'elles un corps allongé, comme une aiguille, on reconnaît : 1° que cette aiguille dirigée d'avant en arrière et un peu de haut en bas s'engage dans les veines cérébrales supérieures; 2° qu'elle s'engage simplement dans un espace lacunaire compris entre les deux lames

1. Je dirai plus loin leur origine.
2. J.-J.-A.-Ernest Faivre, *Des granulations méningiennes* (Thèse Paris, 1853, p. 9).

de la dure-mère... Mais la lame supérieure et la lame inférieure (de la dure-mère) ne se séparent-elles brusquement qu'au niveau du sinus, et sont-elles partout en continuité l'une avec l'autre? A une distance de 4 à 5 centimètres de chaque côté du sinus, les deux lames sont alternativement accolées et disjointes; en se séparant, elles interceptent entre elles des lacunes, des sinus qui reçoivent le sang des veines diploïques; ces lacunes sont variables en nombre et en dimensions; elles communiquent par une ou plusieurs ouvertures avec la grande cavité du sinus et renferment le plus souvent des plaques de granulations méningiennes... »

«... Dans la partie que nous décrivons (sinus longitudinal supérieur), la dure-mère reçoit deux sortes de veines : les unes qui pénètrent par sa lame inférieure, rapportant le sang de la surface du cerveau; les autres qui pénètrent par sa lame supérieure, rapportant le sang du système osseux crânien; de là deux étages vasculaires sur les parties latérales du sinus; l'inférieur, formé par les veines cérébrales qui rampent dans la lame inférieure; le supérieur, formé par les lacunes ou petits sinus qui reçoivent les produits de la circulation diploïque... »

D'après ces citations, il n'est pas douteux que Faivre ait vu les lacunes de la dure-mère. Il ne s'est pas, il est vrai, rendu compte de leur importance, et les a considérées seulement comme une dépendance de la circulation diploïque. Il ne les a pas rattachées à l'ensemble du système veineux de l'encéphale; il n'a pas vu les communications avec les veines cérébrales et les veines méningées, et les larges ouvertures, si fréquentes dans la vieillesse, des lacunes dans le sinus longitudinal supérieur. Il n'a pas noté la présence constante des granulations dans les cavités, puisqu'il dit que « le plus souvent » elles renferment des plaques de ces granulations; mais il n'en a pas moins vu les lacunes. Préoccupé uniquement de son sujet, il n'a pas poussé plus loin leur étude, et n'en parle plus dans le cours de son travail. En droit strict, la priorité revient donc à Faivre.

Malheureusement, Faivre n'était pas étranger; il n'avait même pas un nom allemand. De plus, sa description avait le grand tort d'être très claire et de n'être pas enveloppée d'un pathos à saveur germanique. Aussi sa découverte était tellement oubliée en France, que lorsque je vins signaler en 1868 la présence, le long du grand sinus, de cavités sanguines ayant quelquefois le volume d'une demi-

amande, il me fut répondu qu'il était extraordinaire que des organes aussi volumineux aient pu passer inaperçus jusqu'à ce jour. Lorsque je montrai les pièces sur lesquelles ces cavités étaient visibles à une distance de plusieurs mètres, je ne recueillis guère que des sourires d'incrédulité. Le fait était donc oublié; et il serait encore méconnu aujourd'hui, si Axel Key et Retzius ne l'avaient découvert de nouveau, deux ans après moi. Le travail de ces auteurs a été écrit en allemand; aussi les anatomistes allemands, Schwalb, Henle entre autres, n'ont fait aucune difficulté pour reconnaître que Key et Retzius avaient toute raison d'ajouter le *nobis* chaque fois que le mot « lacunes veineuses » revenait sous leur plume.

Les anatomistes suédois ont eu cependant entre les mains mon premier travail puisqu'ils en parlent. Comment expliquer dès lors qu'ils n'aient pas vu qu'il était de deux ans antérieur à leur première publication? Il n'était pas besoin d'avoir recours au microscope pour en découvrir la date.

Quoi qu'il en soit, la découverte, une fois sanctionnée par les Allemands, fut très bien accueillie en France. Ce n'est qu'en 1882 qu'un Français, le Dr Charles Labbé, aide d'anatomie à la Faculté de médecine, revendiqua en ma faveur la priorité de la découverte : «... Plus récemment, MM. Key et Retzius, dans leur grand ouvrage sur l'anatomie du système nerveux et du tissu conjonctif, prétendent avoir signalé ces cavités en même temps que M. Trolard, et ils citent à l'appui de leur dire un mémoire qu'ils ont publié sur les granulations méningiennes en 1870, en même temps que paraissait celui de M. Trolard dans les *Archives générales de médecine*. Ces auteurs ignorent ou semblent ignorer que le mémoire des Archives n'est que la reproduction de la thèse inaugurale de M. Trolard, laquelle est du mois d'octobre 1868. MM. Key et Retzius auraient pu cependant lire, en tête de ce mémoire, que M. Trolard n'avait fait que signaler dans son travail des dispositions normales, dont l'existence lui avait été révélée par des recherches entreprises l'année d'avant à l'occasion de sa thèse inaugurale. La question de priorité ne peut donc être contestée. A M. Trolard revient le mérite d'avoir donné, le premier, une bonne description des lacs sanguins et c'est cette description que nous suivrons en la complétant par certains points de détail [1]... »

1. C'est avec la plus grande surprise que, malgré une déclaration aussi nette, j'ai vu dans l'ouvrage d'un de nos plus éminents pathologistes, le professeur Grasset, les

En 1883, le Dr Wellenbergh, d'Utrecht [1], voulait bien aussi intervenir en ma faveur : « L'honneur de cette découverte revient à Trolard, quoi qu'en disent Henle, Schwalb, Key et Retzius, car il décrivit les lacunes dans sa dissertation, qui parut deux ans avant le grand ouvrage des anatomistes suédois. Le défaut de publicité fut cause que cette dissertation resta ignorée et ne fut réellement connue qu'en 1870, époque à laquelle les *Archives générales de médecine* en publièrent un extrait qui fut considéré comme fixant la date de la publication. »

Tout récemment, M. Poirier [2] se prononçait ainsi dans cette question de priorité : « Les lacs sanguins de la dure-mère, dont la connaissance présente tant d'intérêt pour le chirurgien, ont été signalés et bien étudiés par Trolard (Th., Paris, 1868). *Deux ans plus tard*, Axel Key et Retzius, dans un très intéressant travail (*Nordiskt medicins kt. rkA. f.* 1870) ont décrit les mêmes cavités. Je spécifie les dates, parce que la priorité a été contestée à l'anatomiste français. »

En Italie, Sperino [3] semble attribuer à Luschka la découverte des lacunes. « Ces espaces lacunaires et ces canaux qui aboutissent à la paroi externe du sinus ne sont autres que les cavités décrites par Labbé sous le nom de lacs dérivatifs de sûreté, par Sappey sous le nom de saillies veineuses, et par Trolard sous le nom de lacs sanguins, lacunes veineuses et cavités pacchioniennes. » Je me borne à faire remarquer que l'ouvrage de Luschka est de 1872, et que par conséquent il m'eût été bien difficile de décrire des organes d'après ce dernier auteur.

D'après les anatomistes que je cite et même d'après Labbé, qui paraît s'être occupé de la question avec un certain soin, Sappey aurait décrit avant moi les lacunes sous le nom de *saillies veineuses*; qu'il me soit permis de faire remarquer que l'édition de l'anatomie de Sappey qui parle de ces saillies est de 1874; dans la première édition il n'en est pas question, sous un nom quelconque.

lignes suivantes : « Ce dernier auteur (Labbé) a encore décrit autour des sinus, dans l'épaisseur de la dure-mère, des dilatations ampullaires qui jouent à l'égard de ces derniers le rôle de véritables lacs de *dérivation...* » Labbé n'a rien ajouté à ma description. Insistant sur les usages que j'attribuais aux lacunes, il proposa seulement d'appeler celles-ci « lacs de sûreté ».

1. Wellenbergh, *les Lacunes veineuses de la dure-mère,* Gand, 1883, traduction de Vandeven, de Schaerbeck. — C'est par erreur que quelques auteurs français ont attribué ce mémoire à Vandeven. Ce dernier n'en est que le traducteur, comme on voit.
2. *Topographie cranio-encéphalique*, Paul Poirier, Paris, 1891,
3. *Circolazione venosa del capo*, Torino, 1886.

A ce sujet, je dirai que Sappey combat vivement l'opinion qui consiste à voir dans les saillies « une dépendance des granulations méningiennes, ou plutôt comme ces granulations elles-mêmes parvenues à la dernière phase de leur développement ». Et il ajoute : « Cette opinion universellement acceptée contient une erreur qu'il importe de signaler ». Or personne, à ma connaissance du moins, n'a soutenu cette opinion. On a constaté leurs connexions, leur développement proportionnel; on n'a jamais dit ou laissé entendre que les lacunes n'étaient qu'une phase de développement des corpuscules arachnoïdiens.

Breschet, suivant Sappey, aurait signalé l'action érosive de ces saillies veineuses sur les parois du crâne. Si j'ai bien lu et bien compris Breschet, celui-ci n'a fait allusion qu'aux granulations de Pacchioni. Du reste, l'interprétation que donne Sappey aux faits d'érosions osseuses signalés par Breschet serait en contradiction avec ce qu'il dit lui-même, et ce qui est vrai : à savoir qu'on « observe assez souvent dans l'épaisseur des couches les plus externes de la dure-mère des granulations autour desquelles il n'existe aucun vaisseau ». Or nombre des cavités érodées des crânes de Breschet sont dans ce cas; ce ne sont donc pas les saillies veineuses qui les ont déterminées, mais bien les corpuscules de Pacchioni.

On a voulu remonter bien plus haut encore; l'on cite par exemple Bartholin qui aurait vu les lacunes veineuses. Comme preuve à l'appui, on reproduit la légende suivante qui accompage un dessin : « Petite tubérosité de celles qui le plus souvent sont adhérentes aux sinuosités inégales du crâne, près la conjonction de la suture sagittale avec la coronale. »

On aurait pu en dire autant de Vésale qui a également vu « deux tubercules de la dure-mère logés dans une fossette des os », et autant de Gunzius qui a décrit les granulations comme constituées par des « corps durs et *fongueux* ». Il me semble que c'est pousser un peu loin le désir de trouver le premier explorateur; voir une lacune veineuse dans une tubérosité ou dans un tubercule, c'est vouloir trop prouver. Le corps *fongueux* de Gunzius aurait, à la rigueur, pu être invoqué; mais on l'a négligé.

Il y a lieu d'être surpris qu'une fois engagé dans cette voie, on n'ait pas songé à Pacchioni, qui décrit ainsi les granulations méningiennes : « In longitudaline sinu, immediate sub membranosis expansionibus, in areolis chordarum willisianarum, quin et suprà

easdem chordas, consista sunt innumeræ glandulæ conglobatæ, propria et tenuissima membrana, veluti in sacculo conclusæ... » De ce « veluti in sacculo conclusæ » n'aurait-on pas pu déduire que l'anatomiste italien avait vu aussi les cavités sanguines de la dure-mère et les avait décrites?

Je n'ai pas l'autorité suffisante pour porter un jugement définitif et sans appel sur le litige, et d'un autre côté, je suis trop intéressé dans la question pour ne pas être suspecté de partialité. Aussi, invoquerai-je l'opinion d'Axel Rey et de Retzius, dont l'autorité scientifique, la compétence et l'érudition ne sont pas contestées. Ces anatomistes affirment que les lacunes veineuses n'ont jamais été décrites avant eux; cela me paraît suffire pour trancher le débat.

Cet historique n'est à proprement parler qu'un plaidoyer *pro domo mea*; qu'on veuille bien me le pardonner. Même après l'intervention de Ch. Labbé, de Wellenbergh et de Poirier, intervention pour laquelle je suis heureux de pouvoir leur exprimer ici toute ma reconnaissance, j'ai estimé qu'il était nécessaire de revenir encore sur un point qui demandait à être élucidé une fois pour toutes.

Les granulations méningiennes.

Les granulations méningiennes [1] se rencontrent principalement sur les côtés du sinus longitudinal supérieur et un peu en dehors, sur la face interne de l'hémisphère cérébral [2], puis sur la circonférence du cervelet et le *vermis superior*. Elles se rencontrent d'autant plus facilement qu'on examine un sujet plus âgé. Nulles chez l'enfant au-dessous d'un certain âge, qu'on peut évaluer en moyenne à dix ans, elles apparaissent au-dessus de cet âge et se développent progressivement ensuite en nombre et en volume.

1. J'emploierai de préférence l'expression « granulation méningienne ». Celle de « glande de Pacchioni » ne peut plus être conservée; celle de « villosité arachnoïdale » proposée par les Allemands a le tort de ne s'adresser qu'à une phase de développement de l'organe. J'avais songé à « granulation arachnoïdale », mais, comme on le verra, si la granulation prend naissance dans l'arachnoïde, les deux autres méninges et le tissu cellulaire sous-arachnoïdien concourent à la former ou à la consolider; d'une autre part, le mot « granulations » étant général et n'impliquant pas une structure particulière, je crois bien faire en adoptant la dénomination à laquelle s'est arrêté Faivre. J'emploierai quelquefois l'expression de « corpuscules » pour ne pas toujours répéter le même mot, mais je donne la préférence à « granulations. »

2. Voir dans *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, mon précédent travail : De quelques particularités de la dure-mère.

Quelques auteurs estiment qu'elles peuvent manquer entièrement dans certains cas, qu'ils considèrent toutefois comme très rares. D'autres, comme Key et Retzius, admettent qu'on en rencontre constamment. Je partage l'opinion de ces derniers auteurs et je crois que les cas d'absence signalés tiennent ou à ce que l'on a examiné des sujets trop jeunes, ou que l'on n'a pas ouvert les lacunes veineuses. Il n'est pas rare, en effet, de n'apercevoir aucune trace de granulations sur la face extérieure de la dure-mère, lorsqu'il s'agit d'un sujet adulte. Si l'on s'arrête à un examen superficiel, ou, si après avoir incisé la dure-mère sur la convexité, on se contente de rabattre en dedans cette membrane sans aller jusqu'à la scissure inter-hémisphérique, on en conclut que les granulations font défaut. Or, soit en ouvrant les lacunes, soit en réclinant la dure-mère jusqu'au sinus, on trouve constamment des granulations. Leur nombre pourra être restreint, très restreint même, mais on en trouvera toujours, quelquefois, il est vrai, réduites à l'état de villosités ou de simples taches opalescentes.

Si quelques auteurs les considèrent comme pouvant manquer dans un assez grand nombre de cas et restreignent par trop leur nombre quand elles existent, d'autres, comme Key et Retzius, me semblent avoir péché par l'excès contraire; ils en placent à peu près partout. Il n'est donc pas possible d'évaluer, même approximativement, leur nombre.

La forme de la granulation isolée est celle d'un ovoïde plus ou moins allongé et pédiculé au niveau de son implantation. Cette forme varie suivant l'âge de la granulation et lorsque celle-ci s'agglomère avec des voisines. A l'état de plaques agglomérées, la forme varie, et à l'infini. Il ne faut donc pas perdre de vue cet état différent de la granulation suivant qu'elle est isolée ou agglomérée.

J'ai déjà dit qu'il n'y avait pas de lacs sanguins sans granulations, et c'est pourquoi, ayant en vue d'appeler l'attention sur la connexité des uns et des autres, j'avais dans le principe désigné les premiers sous le nom de « cavités pacchioniennes ». Mais cela n'implique pas, comme on me l'a imputé, qu'il n'y ait point de granulations sans lacunes veineuses. Celles-ci ont leur siège précis, déterminé; en dehors de ce siège, les granulations sont à sec, c'est-à-dire ne baignent pas dans le sang veineux. Si elles se sont développées dans le voisinage d'une veine méningée, elles pourront, après avoir traversé ou écorné cette veine, s'entourer d'une cavité qui communiquera

avec cette dernière; mais il ne s'agira pas d'un lac sanguin tel que je l'ai défini. Il se passera là ce qui se passe quand les granulations d'une lacune veineuse envahissent une veine cérébrale contiguë ou le sinus voisin; voilà tout. Il est en somme certain que les granulations existent là où il n'y a pas de lacunes veineuses; j'insisterai plus loin sur ce point.

Quant à la structure et aux autres caractères des granulations, je vais les décrire à propos de leur développement. Je crois qu'on s'en rendra mieux compte en assistant à leur évolution [1].

Quel est le siège précis d'origine des granulations méningiennes? On l'a placé tour à tour dans la dure-mère, dans le feuillet pariétal de l'arachnoïde, dans le feuillet viscéral de celle-ci, dans le tissu sub-arachnoïdien et enfin dans la pie-mère. Il y a en outre les opinions mixtes : suivant les uns, les corpuscules viendraient à la fois de la dure-mère et de l'arachnoïde; suivant les autres, de l'un et de l'autre feuillet de celle-ci; enfin, suivant d'autres, du feuillet viscéral arachnoïdien et du tissu sub-arachnoïdien.

Comment tant d'opinions différentes ont-elles pu se produire au sujet d'organes qui ne sont pourtant pas microscopiques? A mon avis, cela s'explique par ce fait, que les auteurs n'ont pas suivi les diverses évolutions de développement de ces organes, et ont porté un jugement d'après l'examen d'une de ces évolutions. On verra, en effet, qu'à un moment donné, les corpuscules font corps avec les trois méninges; suivant l'époque de leur développement à laquelle on les a observés, on a donc pu soutenir les opinions que j'ai énumérées plus haut.

Dans l'exposé qui va suivre, j'ai conservé la description classique donnée par les anatomistes français au sujet des méninges encéphaliques. Les Allemands, qui n'ont pas encore pu digérer, paraît-il, la découverte de Bichat, ne veulent pas entendre parler du sac arachnoïdien ou de la cavité séreuse de l'arachnoïde. Ils appellent « espace subdural » l'espace compris entre la face profonde de la dure-mère et le feuillet arachnoïdal, le seul qu'ils veu-

1. Les granulations existent aussi chez les animaux. Bien avant Key et Retzius, Faivre avait signalé leur présence chez le cheval, le bœuf, les moutons et les lapins. Mais il est évident que cette étude d'anatomie comparée est à reprendre. Ne disposant d'aucunes ressources personnelles et d'aucunes subventions, n'ayant qu'un laboratoire embryonnaire, il ne m'a pas été permis d'entreprendre cette étude. Si des temps meilleurs luisent un jour pour les professeurs de l'Université de France, je m'occuperai de ce sujet.

lent bien encore admettre. Quant à l'endothélium qui tapisse la face durale, il appartient en propre à la dure-mère et n'a rien à voir avec l'arachnoïde. Quant au feuillet fibreux qui soutient cet épithélium décrit par Robin et Cadiat, ils l'ont supprimé. Je n'ai pas saisi le sens profond de cette innovation; aussi, je continuerai à voir une séreuse dans l'arachnoïde [1].

L'innovation ne s'est pas arrêtée là. On s'était figuré jusqu'à ce jour qu'il y avait entre le feuillet viscéral de l'arachnoïde et la pie-mère un certain espace plus ou moins libre, présentant par places un tissu cellulaire plus ou moins serré, plus ou moins abondant et rempli par un liquide. Eh bien, il n'en est rien. Il n'y a pas d'espace à proprement parler : il n'y a là que du tissu connectif infiltré d'un liquide physiologique. Malgré la haute autorité de l'inventeur, je persiste à croire qu'il y a un « espace sous arachnoïdien ».

Au risque donc de passer pour un rétrograde, j'admettrai autour de la masse encéphalique : 1° la dure-mère; 2° l'arachnoïde, avec sa cavité et ses deux feuillets; 3° l'espace sous-arachnoïdien, avec son liquide et son tissu cellulaire; 4° la pie-mère.

Voyons maintenant de quelle membrane ou de quel espace vont partir les granulations.

Quand on choisit un sujet adulte (vingt à trente ans), rien n'est aisé comme de constater cette origine. Après avoir incisé la dure-mère à 4 ou 5 centimètres en dehors du sinus longitudinal supérieur, on récline doucement en dedans le lambeau attenant au sinus. Avant d'arriver aux points où la dure-mère devient adhérente à l'arachnoïde, on aperçoit sur l'arachnoïde viscérale des petites plaques opalescentes. A l'aide de la loupe, il est facile de constater l'aspect mamelonné de ces plaques. Un peu plus en dedans, ou même déjà sur ces plaques, on voit des petites houppes, les unes filiformes, villeuses, les autres ayant déjà un certain corps, mais à consistance molle comme les premières. Puis, si l'on continue le décollement, ce qui exige un plus grand effort quand on arrive au niveau des lacunes, on voit qu'on extrait des mailles du tissu feutré

1. Toutefois la conception gêne quelque peu les anatomistes allemands. Ainsi l'un d'eux ne peut retenir cet aveu : « Si même on doit avouer que la prétendue arachnoïde pariétale ne représente qu'un feuillet épithélial de la dure-mère, on doit pourtant ne pas oublier de mentionner qu'aux endroits où les nerfs cérébraux traversent la dure-mère, une partie du tissu filamenteux de l'arachnoïde viscérale se prolonge sur le névrilème de ces nerfs, et qu'une autre partie se prolonge même sur une petite étendue de la face interne de la dure-mère ».

de la dure-mère d'autres saillies plus volumineuses et plus consistantes. Celles-ci sont piriformes, c'est-à-dire que leur extrémité libre est renflée, tandis qu'elles sont amincies à leur extrémité adhérente, présentant un véritable pédicule au niveau de l'arachnoïde sur laquelle elles s'implantent.

Maintenant si, à l'aide de l'insufflation, on sépare l'arachnoïde de la pie-mère en dehors des plaques opalescentes, on constate que la séparation n'est pas aussi nette et facile quand l'air parvient sous celles-ci. Toutefois, l'écartement se produit, et l'on voit la pie-mère absolument privée de mamelons ou de villosités; elle n'en présente aucune trace.

Mais, au niveau des lacunes, la séparation ne se fait plus; là, la pie-mère est adhérente à l'arachnoïde. Cependant au-dessous des points où les saillies n'ont pas acquis un grand développement, on peut encore constater qu'elles n'ont aucune attache sur la pie-mère.

De ce seul examen, qu'il est facile de répéter si l'on prend soin de ne pas seulement s'arrêter aux corpuscules arrivés à leur complet état de développement, il résulte d'abord que ces corpuscules, alors qu'ils ne sont encore qu'à l'état de petits mamelons ou de villosités, ou même de saillies piriformes, font corps avec l'arachnoïde viscérale, et sont indépendants de la dure-mère et de la pie-mère; ensuite que, lorsqu'ils sont plus considérables et ont acquis un certain volume, ils pénètrent d'une part dans les mailles de la dure-mère et, d'une autre part, entraînent avec eux la pie-mère, ou plutôt effacent l'espace sous-arachnoïdien par l'accolement de celle-ci à la face profonde de l'arachnoïde viscérale.

Si au lieu de prendre un adulte comme sujet d'examen, on prend un enfant au-dessus de dix ans, on aura des chances de ne rencontrer que des granulations exclusivement disposées sur l'arachnoïde viscérale. On n'en trouvera aucune trace dans la dure-mère, et aux points où elles ont déjà acquis un certain volume, on constatera l'effacement de l'espace sous-arachnoïdien.

Le siège d'origine des granulations étant déterminé, voyons s'il est possible d'expliquer leur mode de formation.

Voici une expérience de Magendie qui va nous mettre sur la voie : « Lorsque, dans un point quelconque de sa surface, vous mettez à découvert la dure-mère rachidienne et crânienne, vous remarquerez que cette membrane est tendue, élastique; elle résiste au doigt qui

la presse ; il y a donc distension des méninges par le liquide... Aussi, dès qu'une piqûre est faite à la dure-mère, l'arachnoïde étant intacte, on voit cette dernière, poussée par le liquide céphalo-rachidien, venir faire hernie à travers l'ouverture de la dure-mère. Cette hernie transparente se gonfle au moment de l'expiration, et diminue au contraire dans l'instant de l'inspiration. »

Ainsi donc le feuillet viscéral de l'arachnoïde subit une telle pression de la part du liquide céphalo-rachidien, qu'aussitôt qu'on débride la dure-mère qui maintient son expansion, il fait hernie à travers l'ouverture pratiquée. Cette expérience donne la clef du mécanisme par lequel se produisent les premiers soulèvements de l'arachnoïde, qui plus tard deviendront des villosités et enfin des granulations.

Supposons, en effet, que sur certains points la dure-mère, pour une cause ou pour une autre, présente des incisures ou plutôt des éraillures, ne voit-on pas s'y engager, sous la pression du liquide céphalo-rachidien, les boursouflures de l'arachnoïde? Mais encore faut-il que ces éraillures existent. Eh bien! elles existent. Si l'on considère la face interne de la dure-mère dans certaines régions, on les constate très facilement. C'est notamment dans l'angle dièdre formé par la face externe du sinus longitudinal supérieur et la face profonde du feuillet de la dure-mère qui recouvre la marge supérieur du cerveau, que l'on rencontre ces éraillures, ces fentes. Là, le tissu fibreux est fenêtré; les trabécules fibreuses s'entre-croisent de façon à laisser dans leur écartement des mailles plus ou moins étendues; c'est à la partie moyenne de la suture sagittale qu'elles présentent leur plus grande largeur.

Sur la faux du cerveau, on constate également nombre de ces fentes; le plus souvent même, il y a des ouvertures de 1 à 2 centimètres de diamètre. Sur la convexité du cerveau, au niveau des bosses frontales, on voit aussi de ces interstices : les uns sont de simples fentes linéaires; les autres, de larges ouvertures.

Sur un sujet âgé, cette structure maillée de la dure-mère est facilement constatable; sur les sujets jeunes, au-dessous de dix ans, elle commence à s'ébaucher; au fur et à mesure que les sujets dépassent cet âge, la structure se dessine; on en reconnaît d'abord les premiers linéaments; puis, ces linéaments s'accentuent, jusqu'à devenir, à partir de trente ou quarante ans, les fentes et les fenêtres dont j'ai parlé, ainsi que les cavités qui deviendront plus tard les lacs sanguins.

Mais comment donc se produisent ces fentes et ces cavités? A mon avis, deux causes contribuent à leur formation.

Si, le scalpel à la main, la dure-mère ne peut être dédoublée en deux feuillets, ce n'est cependant pas une hérésie que d'admettre l'existence de deux couches. Au niveau des sinus, par exemple, il y a bien séparation de ces deux couches. Il en est de même au niveau de la cavité dite de Meckel, laquelle loge le ganglion du trijumeau. Sur la tente cérébelleuse, le dédoublement est des plus faciles; avec le manche d'un scalpel, rien n'est plus aisé que d'opérer cette séparation.

Que les deux couches soient très adhérentes, dans les autres points, cela n'est pas niable; mais il n'y a pas à en conclure qu'en aucun cas elles ne pourront se séparer, sous l'influence d'une action lente et continue par exemple. Or cette action lente et continue, nous la trouvons dans les mouvements d'expansion de la masse encéphalique. Cette expansion très manifeste chez l'enfant à fontanelles n'est pas admise pour l'enfant plus âgé et pour l'adulte par tous les auteurs. Après les observations de Mosso, toute espèce de doute me paraît cependant devoir être écartée; et, très probablement, les impressions de la base du crâne sont déterminées par ces expansions alternatives, car ce n'est pas dans le poids du cerveau qu'il faut chercher l'explication de ces impressions. Dans ces mouvements, le feuillet viscéral de l'arachnoïde sera alternativement éloigné et rapproché du feuillet pariétal. Ce dernier aura donc, sur certains points au moins, à subir des tiraillements, qui longtemps et longtemps répétés produiront au moins un relâchement par places entre les moyens d'union des deux couches.

Ces points sont ceux où les veines cérébrales se jettent dans le sinus longitudinal supérieur; ces veines, comme on sait, sont accompagnées d'une gaine arachnoïdale; c'est un large pont, en somme, étendu entre les deux feuillets. Or ces ponts tendus au moment du retrait tireront évidemment sur le feuillet pariétal, lequel entraîne avec lui la couche profonde de la dure-mère. L'on s'explique ainsi le siège d'élection des cavités durales aux alentours des veines et notamment au niveau de la suture bi-pariétale, où celles-ci sont le plus nombreuses et le plus volumineuses.

Si l'on ajoute que la couche externe de la dure-mère, plus vasculaire et par conséquent mieux nourrie que la couche profonde, pourra se développer parallèlement à la surface osseuse avec laquelle elle est en contact, tandis que la seconde ne pourra suivre

la première dans son développement et aura à subir dès lors d'autres tiraillements, on voit que des éraillures, des fissures, des fentes devront forcément se produire dans le feuillet profond.

A quel moment se produisent-elles? C'est dans le jeune âge que commence le travail de désagrégation, c'est-à-dire pendant que le feuillet externe adhère intimement à la voûte, si intimement qu'on ne peut, comme on sait, les séparer que très difficilement.

Ce travail continuera et s'accentuera aux époques de croissance et se terminera enfin, sur certains points, par la formation des lacunes; il sera, dès ce moment, accéléré par l'irruption des granulations dans les cavités.

De leur côté, les granulations ont contribué, en effet, à la formation des éraillures et des fentes. On a vu que dès leur origine elles sont douées d'une certaine force d'expansion due à la pression du liquide céphalo-rachidien. Les vésicules distendues presseront donc sur les travées fibreuses de la dure-mère, les dissocieront; puis, pénétrant et s'insinuant dans les premiers vestiges des fentes activeront le travail d'écartement et la résorption des trabécules.

Devenues plus volumineuses et plus consistantes, elles pénétreront dans les espaces intra-duraux, au fur et à mesure que ceux-ci se formeront. Elles s'aggloméreront les unes avec les autres, et ainsi se trouvera constitué le paquet granuleux qui remplit la cavité.

Tel serait le mécanisme suivant lequel se formeraient et les granulations méningiennes et les espaces intra-duraux. Évidemment, je ne puis affirmer que les choses se passent ainsi; mais la conception me paraît très vraisemblable. Elle repose d'abord sur ce que tout le monde peut constater à l'œil nu en examinant des granulations sur des sujets de différents âges; ensuite, à l'appui de ma thèse, j'invoque l'adhérence de la dure-mère aux os du crâne chez l'enfant; la séparation possible des deux feuillets de cette membrane; l'action tensive des gaines arachnoïdales des veines cérébrales sur le feuillet interne; le développement progressif et simultané des villosités et des éraillures de ce feuillet; enfin, l'expansion encéphalique sous l'influence de l'ondée sanguine artérielle, fait contesté, il est vrai, chez l'adulte, mais indéniable chez l'enfant.

Pour ne pas surcharger l'exposé ci-dessus, j'ai omis à dessein deux arguments très probants à l'appui de la genèse des granulations. Je les reprends maintenant.

Je me suis borné à invoquer l'expérience si démonstrative de Magendie pour expliquer la formation originelle de la vésicule arachnoïdale, de cette sorte de hernie de la méninge. Eh bien! cette expérience se trouve être reproduite normalement par la nature; c'est Faivre qui le premier l'a signalée; le premier, il a vu la granulation méningienne à l'état de vésicule, c'est-à-dire de sac arachnoïdien rempli et soulevé par le liquide céphalo-rachidien. Je reproduis intégralement sa découverte :

« Souvent, en ouvrant sous l'eau les sinus, nous voyions apparaître à travers leurs cintres valvuleux des vésicules transparentes et hyalines qui différaient complètement des corpuscules opaques et blanchâtres; nous constations la présence entre les deux lames de ces groupes vésiculaires; nous finîmes enfin par trouver l'origine de ces petites saillies; leur continuité directe avec d'autres lambeaux du feuillet pariétal, leur structure identique, ne nous laissèrent plus de doute.

« Les vésicules arachnoïdiennes (nous donnons cette dénomination aux saillies que nous venons de décrire) méritent réellement une description à part. Elles se rencontrent dans le sinus ou ses parties latérales sous deux états : tantôt comme de simples sacs sans contenu, tantôt servant d'enveloppe aux granulations méningiennes. Les vésicules arachnoïdiennes sans contenu présentent surtout cette particularité de ne se rencontrer presque toujours que chez les adultes et dans l'âge mur, de seize à trente ans environ; elles sont très rares dans la vieillesse. Tantôt elles sont isolées et saillantes dans le sinus, tantôt elles sont disposées par groupes dans l'intervalle des deux lames de la dure-mère... »

Faivre décrit ensuite les vésicules à granulations qu'il distingue et sépare des premières, la granulation étant pour lui une formation indépendante de la vésicule; (comme on le verra, il s'agit cependant d'une même production à deux phases différentes). Quoi qu'il en soit, cet anatomiste a vu les vésicules arachnoïdiennes, c'est-à-dire la reproduction exacte à l'état normal de l'expérience de Magendie. C'est là le point que je désire bien préciser, car il est pour moi l'affirmation la plus nette de la thèse que je soutiens.

Pour ma part, je n'ai jamais pu rencontrer les vésicules hyalines et transparentes de Faivre, ce qui tient sans doute à l'état de décomposition dans lequel se trouvaient presque toujours les sujets que j'ai eus à ma disposition; mais ce que j'ai vu souvent et ce qui

peut se voir sur presque tous les cadavres, à partir de l'âge de dix ans, ce sont des vésicules moins opaques et moins denses que d'autres, et que l'on peut faire pour ainsi dire disparaître, ou plutôt aplatir, en déterminant l'affaissement de leurs parois par un massage pratiqué à l'aide d'une petite spatule, c'est-à-dire que par la pression on peut vider la vésicule de ce qu'elle contient.

Que contient-elle? Il ne peut y avoir de doute à ce sujet. Elle contient du liquide céphalo-rachidien. Pour en avoir la preuve immédiate, il suffit de piquer le sommet d'une vésicule pour voir une goutte de liquide s'écouler. Ou bien encore, après avoir aplati des vésicules comme il vient d'être dit, il suffit d'insuffler l'espace sous-arachnoïdien aux environs de celles-ci pour les voir aussitôt se gonfler et réapparaître telles qu'elles étaient avant leur effacement.

J'ajouterai enfin que Key et Retzius en injectant un liquide dans l'espace sous-arachnoïdien sont parvenus à remplir les vésicules. Je reviendrai plus loin sur ces injections à propos des conséquences que ces auteurs en ont tirées; pour le moment, il me suffit d'établir que c'est bien le liquide céphalo-rachidien qui occupe les vésicules.

Quant à la cause qui produit le soulèvement de l'arachnoïde, il me semble qu'elle n'est pas discutable après l'expérience de Magendie. Le liquide céphalo-rachidien est incontestablement soumis à une tension parfaitement suffisante pour déterminer ce soulèvement; et il est très probable que l'appareil élastique de la dure-mère est pour beaucoup dans la production et le maintien de cette tension. La hernie brusque de l'arachnoïde à travers une incision de la dure-mère, dans l'expérience en question, suffirait pour qu'il n'y ait pas le moindre doute sur ce point. Mais on a voulu aller plus loin, et on a cherché à l'évaluer en chiffres. Key et Retzius l'estiment entre 12 et 16 millimètres pendant l'inspiration, entre 16 et 20 millimètres pendant l'expiration. Bochefontaine [1] l'évaluait à 1 millimètre pendant la systole cardiaque et à 55 millimètres pendant l'expiration [2]. La différence sensible qui existe entre ces deux évaluations tient peut-être à la différence de taille des animaux soumis à l'expérimentation, ou à des variations individuelles, ou enfin aux difficultés de l'opération. Il n'en est pas moins vrai qu'une tension

1. Compte rendu, Académie des Sciences, juin 1878.

2. D'après Duret, elle serait sous la dépendance artérielle, car elle tombe à *o* aussitôt qu'on coupe les carotides.

permanente existe dans l'espace sous-arachnoïdien chez certains animaux; et il n'est pas illogique d'admettre que chez l'homme, où la quantité de liquide est proportionnellement plus considérable que chez les animaux, ce qui indique une activité fonctionnelle plus énergique, la tension est aussi plus élevée.

A l'aide de ces données, je vais décrire les différentes phases de développement des granulations; la connaissance de leur structure sera la conséquence de cette description.

On l'a vu, la granulation débute par un soulèvement de l'arachnoïde viscérale; c'est un petit sac herniaire formé aux dépens de la méninge, et contenant du liquide céphalo-rachidien; c'est la période vésiculaire ou arachnoïdienne. Sa structure est très simple à ce moment : une enveloppe constituée par la méninge, c'est-à-dire une couche de tissu conjonctif condensé et rétiforme, et sur cette couche un épithéliome pavimenteux. Dans l'intérieur, du liquide céphalo-rachidien, et du tissu cellulaire qui n'est autre que le tissu cellulaire sous-arachnoïdien que la couche profonde de l'arachnoïde a entraîné avec elle.

Ce tissu n'est encore qu'en petite quantité, puisqu'il ne représente que la partie qui est adhérente à la portion soulevée de l'arachnoïde; aussi la vésicule est-elle transparente ainsi que l'a observé Faivre.

Plus tard, la vésicule s'épaissit; elle tend à devenir de plus en plus opaque. La condensation de son contenu peut s'expliquer soit par la prolifération du tissu cellulaire déjà entraîné, soit par le refoulement dans la cavité du tissu cellulaire sous-arachnoïdien qui avoisine la base d'implantation de la vésicule. Quelle que soit la cause de sa production, la partie solide du sac herniaire augmente, et par suite la partie liquide diminue. Quant à la nature du tissu cellulaire, son identité absolue avec le sous-arachnoïdien a été parfaitement établie par Key et Retzius, qui ont, de plus, montré la continuité des tissus.

A ce moment, la vésicule devenue presque une granulation se renfle à son extrémité supérieure et commence à s'étrangler à sa base d'implantation; elle devient piriforme et se pédiculise absolument comme le fait un sac herniaire péritonéal.

Plus volumineuse et plus résistante, elle atteint le feuillet profond de la dure-mère, c'est-à-dire le feuillet pariétal de l'arachnoïde, le soulève et s'en coiffe. Sa coque se trouve être ainsi renforcée; et,

théoriquement, cette coque devra présenter deux couches endothéliales contiguës; mais, en fait, ces deux couches fusionnent et il n'y a qu'un commencement de stratification.

A partir de cet instant, commence la période intra-durale ou granuleuse. La granulation s'insinue à travers les interstices fibreux de la dure-mère, peut-être même contribue-t-elle par un travail d'érosion à déterminer ces interstices; et, après avoir traversé ceux-ci, se comporte de deux façons différentes.

Ou bien, elle ne rencontre pas d'espaces lacunaires, comme au niveau de la partie antérieure de la faux du cerveau, et des fosses frontales par exemple; et alors, après être parvenue de l'autre côté de la dure-mère, elle se pédiculise; son extrémité libre se renfle encore davantage, puis s'aplatit, de façon qu'elle ne pourra plus repasser par le trajet qui lui a livré passage. Elle est dès ce moment fixée dans la dure-mère, comme un véritable *rivet*.

Ou bien, elle rencontre un espace lacunaire, une cavité intra-durale. Parvenue dans la cavité, elle se transformera d'abord, comme plus haut, en rivet. Mais son accroissement ne sera plus limité comme dans le premier cas. Elle s'étendra de plus en plus, deviendra de plus en plus dense, et se développera avec ses voisins parallèlement à la cavité lacunaire, de façon à remplir cette dernière presque entièrement.

Pendant cette phase intra-durale, quelle sera la structure de la granulation? La cavité lacunaire étant tapissée par l'endothélium veineux, la granulation ne pourra y pénétrer qu'après avoir soulevé cet endothélium et s'en être encapuchonnée. C'est donc une nouvelle couche épithéliale à ajouter aux deux déjà mentionnées; en théorie, il en est peut-être ainsi pendant un certain temps; mais cette nouvelle couche ne se rencontre pas en fait. Ce que l'on constate c'est une augmentation de la stratification épithéliale de l'enveloppe de la granulation, stratification déjà signalée par Rindfleisch et L. Meyer. De plus, le contenu est devenu résistant, d'une consistance cartilagineuse; il est même crétacé quelquefois. Toute trace de liquide a disparu. Le pédicule s'est rétréci au point que toute communication entre la cavité de la granulation et l'espace sous-arachnoïdien se trouve interrompue à un moment donné. De là, résorption et disparition du liquide emprisonné, et son remplacement par un tissu de plus en plus organisé, plus dense et ayant peut-être emprunté au liquide inclus les matériaux nécessaires pour

se développer et en tirer les concrétions qu'il contiendra plus tard dans ses mailles.

Pendant cette phase intra-durale l'espace sous-arachnoïdien a entièrement disparu; il s'est effacé. La pie-mère entraînée par le tassement du tissu cellulaire situé entre elle et l'arachnoïde a fait corps avec celle-ci. La cavité arachnoïdienne a elle-même disparu. En définitive, la pie-mère est intimement accolée à la face profonde de la dure-mère. Je reviendrai sur ce point à propos des usages des granulations.

Enfin, a lieu la troisième phase, phase extra-durale. La granulation continue son mouvement extensif et ascensionnel. Elle atteint le plafond de la cavité lacunaire, l'érode, l'use, le perfore et va se mettre en contact avec la surface osseuse qu'elle érodera également, et creusera; elle pourra même, comme on sait, perforer la paroi osseuse. Dans d'autres cas, elle gagne le sinus voisin ou les veines voisines.

La structure ne se modifie pas pendant cette période; son contenu atteindra seulement le maximum de densité; c'est à ce moment notamment qu'il présentera des concrétions pierreuses. L'enveloppe aurait dû s'enrichir d'un nouveau feuillet, lorsque la granulation a rencontré l'endothélium du plafond de la cavité lacunaire; il est possible même qu'il existe au moins pendant quelque temps, puisque Key et Retzius l'ont vu et décrit avec les autres que j'ai mentionnés au point de vue théorique. Mais il est probable qu'il ne tarde pas à fusionner avec ses prédécesseurs, car on ne rencontre, à la périphérie de la granulation, qu'une seule couche épithéliale stratifiée, ainsi que je l'ai déjà dit. (Voir les figures.)

Tel serait le développement, telles seraient les différentes phases d'évolution de la granulation méningienne. Est-ce à dire que cette description s'applique à toutes les granulations et que celles-ci doivent fatalement parcourir ces phases et régulièrement dans l'ordre indiqué? Évidemment, non! Telle granulation pourra être déjà dense, opalescente et relativement volumineuse dès la période arachnoïdienne [1]. Telle autre sera encore à l'état de vésicule bien qu'elle soit intra-durale ou intra-lacunaire. Sur une plaque de

1. Quand plusieurs vésicules accolées les unes à côté des autres sont de bonne heure opalescentes, elles déterminent sur l'arachnoïde viscérale ces plaques laiteuses qui ont été prises pour les altérations pathologiques. Ce sont des granulations avortées. On les rencontre notamment sur la convexité du cerveau et principalement au niveau des sillons des vaisseaux méningés moyens.

granulations agglomérées et contenues dans une lacune, il est ordinaire de rencontrer, les unes à côté des autres, des vésicules plus ou moins transparentes, des vésicules opalescentes, des granulations demi-dures, des granulations consistantes et d'autres crétacées. Les unes très petites affleurant à peine le plancher de la lacune; d'autres plus volumineuses; d'autres enfin développées au point d'émerger par un ou plusieurs orifices hors du plafond de la cavité et de pénétrer plus ou moins profondément dans l'épaisseur des parois osseuses. En somme, les granulations se présentent sous trois états différents : jeune, adulte et vieux. Ces trois âges ne correspondent pas toutefois à ceux de l'organisme humain, la granulation atteignant son ultime transformation bien avant la vieillesse.

C'est pour n'avoir pas tenu compte de ces phases d'évolution de la granulation, des différentes modifications d'aspect et de structure qu'elle présente pendant ces périodes, que l'on a tant discuté et sur leur origine et sur leur structure. Que l'on se borne à examiner un paquet de granulations parvenues à l'état complet de développement, l'on sera tenté de conclure à la genèse dure-mérienne. Voici, en effet, ce qui arrive : une traction même légère suffisant pour déchirer les pédicules très ténus des granulations, on se trouve en présence de granulations contenues dans les lacunes et rendues ainsi indépendantes de l'arachnoïde; on en déduit qu'elles ont pris naissance sur la dure-mère. Et comme on aperçoit au-dessous de la plaque de granulations une surface arachnoïdale plus ou moins rugueuse présentant une teinte blanchâtre et un certain épaississement, on met cela sur le compte d'un processus *irritatif* déterminé par le paquet granuleux.

Que si l'examen porte seulement aussi sur des granulations qui, n'étant pas encore très développées, peuvent être extraites facilement de leurs loges fibreuses durales et sans que leur pédicule se rompe, on sera porté à admettre une genèse pie-mérienne. A ce moment, en effet, par suite du refoulement du tissu sous-arachnoïdien dans l'intérieur de la granulation et du tassement de ce même tissu, la pie-mère est venue se souder au feuillet de l'arachnoïde. A voir ces deux membranes ainsi unies, et l'une d'elles présentant des productions villeuses ou déjà granuleuses, on est naturellement incité à induire que ces productions viennent de la pie-mère, laquelle s'est rapprochée de l'arachnoïde pour pouvoir les émettre.

On peut ainsi, à mon avis, expliquer les différences d'opinions

sur le pays d'origine des granulations. Quant à leur structure, on voit également qu'elle variera suivant que l'on examinera les granulations à tel ou tel moment de leur évolution. Après l'exposé ci-dessous, il me semble qu'il ne peut rester maintenant le moindre doute. De la boursouflure arachnoïdale et de la simple villosité jusqu'à la granulation crétacée, il n'y a là que des modifications d'un seul et même organe.

La structure en est des plus simples, comme on l'a vu; elle découle de son mode de formation et de développement. Un sac arachnoïdal auquel viennent s'ajouter plus tard et fusionner avec lui les feuillets épithéliaux qu'il rencontre sur son passage. Comme contenu, d'abord du liquide céphalo-rachidien et un peu de tissu cellulaire sous-arachnoïdien; plus tard, disparition du liquide et prédominance de tissu cellulaire plus ou moins condensé, avec productions calcaires dans certains cas.

Pour ceux qui ne seraient pas satisfaits d'une description histologique aussi sommaire, je vais reproduire celle qu'en ont donnée Key et Retzius. D'ailleurs, il est une autre raison qui doit me déterminer à faire cette reproduction : le grand ouvrage de ces auteurs n'ayant pas encore été traduit en français, il est bon que les anatomistes de France qui dirigeront leurs études du côté des granulations des méninges connaissent cette partie du travail des histologistes suédois. Ils y découvriront peut-être ce que je n'ai pu y découvrir, c'est-à-dire matière à critiquer et à réformer mes idées [1].

« Lorsqu'après durcissement convenable, on examine une villosité avec un grossissement approprié, on trouve qu'elle est constituée par une charpente fibreuse qui forme de nombreuses mailles, dans lesquelles les fibres présentent de riches anastomoses. Cette charpente fibreuse est en tout constituée de la même manière que la charpente sub-arachnoïdale décrite plus haut. Elle est formée de paquets fibrillaires ordinaires qui extérieurement sont entourés par une fine membrane endothéliale. C'est pourquoi on trouve çà et là, accolés aux travées fibreuses qui la constituent, de petits noyaux aplatis et ovales, entourés d'une gaine mince de protoplasma. Les rapports des faisceaux fibreux entre eux sont les mêmes que plus haut. Les paquets fibrillaires cheminent ensemble ou se séparent et échangent entre eux des fibrilles. Les membranes cellulaires se divi-

1. Je dois à l'obligeance de M. Bruch, élève de l'École d'Alger, la traduction de cet extrait et d'un autre extrait que l'on trouvera plus loin.

sent aussi et accompagnent partout les paquets fibrillaires, comme le ferait une enveloppe complète, y adhèrent plus ou moins fortement. Entre les travées fibreuses, on voit de petites ouvertures maillées.

« Dans une bonne préparation, on voit que le contenu entier de la villosité est constitué de cette façon. Mais lorsque les mailles sont flétries ou resserrées, les villosités prennent l'aspect d'un tissu conjonctif bien plus épais, n'offrant aucune espace ouvert; en effet, le tissu de la villosité est toujours constitué par les faisceaux de travées fibreuses décrits plus haut, anastomosés en mailles de filet.

« A la surface de la villosité est un endothélium en tout semblable à celui qui accompagne extérieurement l'arachnoïde. A l'aide de la coloration argentée, on peut souvent délimiter l'étendue de ses cellules. On peut facilement les séparer en lambeaux fins et reliés les uns aux autres. Au-dessous apparaît le tissu auquel elles adhèrent. Ce tissu est constitué par le développement en surface des faisceaux fibreux les plus extérieurs dont les paquets fibrillaires se séparent en fibrilles isolées, formant ainsi une couche membraneuse. Celle-ci est, en général, très mince et ne s'épaissit que par place, grâce à la superposition les uns au-dessus des autres des faisceaux qui se développent contre cette membrane. Généralement celle-ci apparaît sans ouvertures; seulement, on trouve de petites fentes recouvertes uniquement par l'endothélium, intérieurement et extérieurement. Vers le pédicule, et dans son intérieur, les mailles sont toujours plus allongées. »

Voilà une description que plus d'un Germain enviera sans doute; pour mon compte, j'avoue que je n'ai pu la déchiffrer. Fort heureusement que l'auteur a jugé bon d'abandonner plus loin son style germanique et a fort clairement résumé en quelques lignes la structure de la villosité! « En examinant la villosité de plus près, on voit en outre que cette même structure se continue à travers le pédicule avec l'arachnoïde et l'espace arachnoïdal. L'endothélium superficiel de la villosité passe immédiatement sur l'arachnoïde. Le feuillet fibreux de la villosité est intimement adhérent à la charpente fibreuse de l'arachnoïde, directement par l'intermédiaire du pédicule. On doit donc considérer la villosité tout entière comme une invagination du tissu sub-arachnoïdal, accompagné de l'arachnoïde qui recouvre ce dernier. »

Toute la description de la villosité tient dans cette dernière phrase.

Comme il a été dit, la villosité peut à un moment donné se coiffer

de la dure-mère. Le revêtement donne lieu à la description suivante : « La plupart des villosités cependant pénètrent dans les lacunes et dans les sinus; aussi ne sont-elles pas nues et sans enveloppe. On voit, en effet, un fourreau les entourer de toutes parts. Ce fourreau est relativement mince, et est constitué par une couche de paquets fibreux rares ou pressés les uns contre les autres. Ceux-ci, sur leur face intérieure, sont recouverts par un endothélium mince. Les villosités qui sont dans l'intérieur du sinus sont recouvertes par l'endothélium des veines, au moins sur une partie de leur étendue.

Le fourreau n'est donc presque exclusivement formé que de deux couches endothéliales. Çà et là, on voit se détacher de la face interne du fourreau une petite pellicule à l'aspect élastique qui siège évidemment sous l'endothélium de la face interne. Entre ce fourreau et la face interne de la villosité, on remarque généralement un intervalle en forme de fente, qui se continue par en bas, autour du pédicule jusque dans l'espace subdural du cerveau. A travers cet intervalle que nous désignons sous le nom « d'espace subdural de la villosité » courent quelques filaments épars, libres et courts, entourés d'une gaine endothéliale reliant le fourreau à la surface de la villosité. Le fourreau lui-même, que nous appellerons « l'enveloppe durale de la villosité » est constitué, en effet, par le tissu de la dure-mère, et provient justement de la paroi durale du sinus qui a été soulevée par la villosité, ou bien d'une couche un peu plus profonde refoulée hors du tissu de la dure-mère; en effet, sur les côtés de la villosité, on peut souvent la poursuivre profondément du côté du pédicule..... »

Les villosités ont longtemps attendu une constitution, mais elles n'ont pas perdu leur temps, comme on voit; elles en ont une maintenant qui n'est peut-être pas excellente, mais est au moins garnie de beaucoup d'articles. Si elles n'arrivent pas à la postérité, ce ne sera pas faute d'endothéliums!

Il est un point de ma description que j'ai laissé de côté avec intention pour éviter de compliquer mon exposé.

J'ai dit, à propos de la phase intra-durale des granulations, que ces dernières, en certains cas, pénétraient dans des cavités creusées dans l'épaisseur de la dure-mère. Il s'agit de savoir si ces cavités préexistent ou non à l'arrivée des granulations.

Faivre et Labbé admettent la préexistence. Key et Retzius ne se

prononcent pas sur ce point, mais il semble résulter de leur description des lacunes qu'ils optent aussi pour cette opinion. Wellenbergh, qui est le dernier en date (1883) et qui a résumé tous les travaux faits avant lui, est très affirmatif : « La présence de ces granulations suppose la préexistence des lacunes ». Il est vrai que dans sa démonstration il est difficile de trouver la preuve de son opinion; mais celle-ci n'en est pas moins nettement affirmée.

Pour mon compte, malgré toute la déférence que je dois à d'aussi consciencieux et d'aussi habiles anatomistes, je ne puis partager leur avis. Je déclare que je n'ai jamais rencontré une lacune veineuse sans granulations, et que j'ai toujours constaté une exacte proportionnalité entre le volume des unes et celui des autres, un développement corrélatif entre le contenant et le contenu : c'est-à-dire à petites granulations, de petites lacunes; à grandes granulations ou à grand amas de granulations, de grandes lacunes.

Cette marche parallèle de deux éléments différents est déjà significative. Mais, de plus, si les cavités précédaient les granulations, on devrait trouver au moins quelques-unes des premières ne renfermant pas de corpuscules ou n'en contenant qu'une petite quantité d'abord. Or, comme je viens de le dire, il ne m'a pas été donné une seule fois — et j'ai certainement examiné plus de deux cents sujets depuis quelques années — d'ouvrir une lacune sans y trouver des paquets granuleux la remplissant plus ou moins complètement. Jamais je n'en ai vu une seule fois qui fût vide ou qui ne contînt que quelques granulations à volume plus ou moins réduit et je suis sûr d'avoir bien vu; il faudrait donc supposer que j'ai été singulièrement desservi par la chance. Cela est peu probable; aussi, jusqu'à preuve nouvelle, je crois devoir m'en tenir à ce que j'ai observé.

A mon sens, l'erreur viendrait de ce que l'on est parti d'un faux point de départ. On a considéré et on considère encore les lacunes veineuses comme étant des dilatations formées aux dépens des affluents des sinus; l'opinion du professeur Sappey, opinion que j'ai examinée plus haut, a beaucoup contribué à propager cette idée. Or, comme je l'ai dit, rien n'est moins exact.

J'ai établi plus haut les différences qui existent entre les ampoules veineuses et les cavités lacunaires. Eh bien! maintenant que l'on connaît le mode d'évolution des granulations, peut-on admettre que l'irruption de celles-ci dans une ampoule veineuse, comme celles de la tente du cervelet, transformera cette ampoule en un lac san-

guin tel qu'il apparaît dès sa naissance? Évidemment non. Le paquet de granulations n'occupera jamais qu'une faible partie de sa cavité; les veines qui, en se réunissant, ont contribué à former l'ampoule, continueront à y aboutir par de larges orifices : la disposition trabéculaire fera défaut.

J'ajouterai que dans quelques cas, rares il est vrai, la cavité lacunaire ne communique pas avec les veines cérébrales voisines, sous-jacentes ou juxta-posées. Or, dans ces cas, il me paraît bien difficile de voir dans les lacunes des dilatations de ces veines.

Au surplus, tout se réduit à savoir si l'on a constaté de *véritables lacunes* sans granulations ou n'ayant qu'une petite quantité de granulations; or, j'ai déjà dit que je n'avais jamais constaté le fait.

Du reste, il faut reconnaître qu'il serait au moins étrange de voir se créer des cavités nécessaires — nécessaires puisqu'on les considère comme des appareils de sûreté — pour être comblées ensuite, au moins en partie, par un autre produit de nouvelle formation. On ne s'expliquerait guère, en vérité, comment des réservoirs, destinés à recevoir le trop-plein de canaux engorgés, verraient leur capacité diminuer, alors qu'ils ont surtout besoin de fonctionner, c'est-à-dire à l'âge mûr et dans la vieillesse de l'homme. Il est bien plus rationnel d'admettre que ce sont là, cavités lacunaires et granulations, deux parties connexes d'un même appareil qui ne peuvent que se développer en même temps. C'est ce qui, du reste, est confirmé par l'observation.

Les cavités lacunaires communiquent-elles dès leur origine avec le système veineux? C'est là un point que je ne saurais préciser. Si je puis affirmer qu'elles ne sont pas primitivement des ampoules formées aux dépens des veines cérébrales, et que leurs communications avec ces veines ne sont que secondaires, il ne m'est pas possible de dire si elles communiquent avec le sinus, dès le début ou plus tard lorsqu'elles ont déjà un certain volume. Celles que j'ai vues chez des sujets jeunes recevaient déjà du sang veineux par de petits pertuis; mais j'ai eu trop peu de jeunes sujets à ma disposition pour me prononcer d'une façon définitive. C'est là un point que je suis obligé de laisser en suspens. J'aurais voulu le résoudre avant de livrer ce travail à la publicité, mais les occasions d'avoir des cerveaux dans les conditions voulues pour le vérifier sont si rares pour moi, qu'il me faut passer outre, et laisser à d'autres plus favorisés le soin de trancher la question. (*A suivre.*)

LE PLACENTA DES RONGEURS

Par Mathias DUVAL

(*Suite*) [1].

PLANCHES III à V.

QUATRIÈME PARTIE

Le placenta du cochon d'Inde.

Nous n'étudierons pas ici, comme nous l'avons fait chez le rat et la souris, les origines blastodermiques de l'ectoplacenta du cochon d'Inde. En effet les processus de formation sont très analogues chez ces rongeurs à feuillets inversés, et en reprendre l'analyse pour le cochon d'Inde en particulier nous exposerait à de trop longues redites. Nous nous contenterons donc de renvoyer le lecteur à la seconde partie du présent mémoire, intitulée : *De l'inversion des feuillets chez les rongeurs*, lui rappelant que dans cette partie nous avons d'abord montré comment le problème de l'inversion fut posé en 1852, à propos du cochon d'Inde, par Bischoff, dont nous avons reproduit les principales figures (nos figures XXXIX à XLVI, dans le texte), qu'ensuite nous avons donné la solution du problème en examinant le processus de l'inversion d'abord chez le campagnol (fig. L à LIII), chez le rat et la souris (fig. LIV à LV), et enfin chez le cochon d'Inde lui-même (fig. LVI à LVIII). Après ces études schématiques, nous avons jugé bon de reprendre l'étude de la question à propos de la souris et du rat. Mais nous ne le ferons pas pour le cochon d'Inde, pour ne pas nous éloigner trop de la question qui nous préoccupe spécialement, à savoir la formation du placenta. En se reportant à la figure LVI, le lecteur pourra facilement

1. Voy. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, juillet 1889, janvier 1890, juillet 1890, novembre 1890, janvier 1891, juillet 1891, novembre 1891.

se rendre compte de la manière dont se fait, dans l'œuf primitivement sphérique du cochon d'Inde, l'invagination ectodermique qui aboutit à l'inversion; comment cet œuf sphérique prend la forme cylindrique; comment l'ectoderme distal s'atrophie et disparaît de très bonne heure; enfin, comment la masse ectodermique invaginée se divise en une masse ectoplacentaire et une masse amniotique. Quant aux phénomènes histologiques qui accompagnent ces transformations d'ensemble des diverses parties de l'œuf, ils sont les mêmes chez le cochon d'Inde que chez le rat et la souris, et par conséquent on pourra s'en rendre compte d'après les figures de la planche VII. Enfin sur la figure LVII (figure schématique, dans le texte), le lecteur pourra voir comment la masse ectodermique ectoplacentaire se creuse d'une cavité (cavité ectoplacentaire) dont la lame inférieure s'invagine, de façon que la cavité est réduite à une fente (fente ectoplacentaire), et comment la masse ectodermique amniotique se creuse de même, donnant ainsi naissance à la cavité amniotique. C'est à ce stade (9e jour) que nous prendrons l'œuf du cochon d'Inde (planche XVIII, fig. 207, 209, 210) pour y suivre plus spécialement l'évolution des lames ectoplacentaires. A cet égard nous adopterons les mêmes divisions que pour les rongeurs précédents, c'est-à-dire que nous distinguerons trois périodes : A, période de formation de l'ectoplacenta; B, période de remaniement (par l'arrivée des vaisseaux fœtaux); C, période d'achèvement.

A. — *Période de formation de l'ectoplacenta.*

Cette période va environ du 9e au 18e jour de la gestation : elle nous fait assister à l'évolution d'une *formation plasmodiale* plus considérable que chez aucun autre rongeur. Au début, l'ectoplacenta n'est formé que d'une simple calotte ectodermique à deux feuillets, séparés par une étroite fente (*stade de la calotte ectoplacentaire*); puis, par végétation du feuillet interne, cette fente est oblitérée (*stade de la disparition de la cavité ectoplacentaire*) et on voit se former, par prolifération des éléments ectodermiques, un large gâteau plasmodial qui reste longtemps sans recevoir les vaisseaux fœtaux (*stade du plasmode ectoplacentaire*). Quand arrivent les vaisseaux allantoïdiens, le plasmode ectoplacentaire subit graduellement une transformation complète, et alors commence, comme pour tous les autres rongeurs, la période de remaniement.

a. Stade de la calotte ectoplacentaire (du 9ᵉ et 10ᵉ jour; fig. 206 à 211, pl. XVIII.)

Au neuvième jour, l'œuf du cochon d'Inde est encapsulé dans une caduque réfléchie semblable à celle de la souris et qui s'est formée de même; cet œuf est cylindrique; il présente une extrémité adhérente où se trouve la calotte ectoplacentaire, et une extrémité libre où est la sphère amniotique. Nous allons donc passer en revue successivement ces diverses parties, en commençant par la *caduque réfléchie.*

La figure 206 (pl. XVIII) représente, à un grossissement de 6 à 7 fois, la coupe longitudinale axiale d'un renflement utérin au 9ᵉ jour. On voit qu'à ce niveau la lumière de la corne utérine est presque complètement oblitérée par une puissante végétation de la muqueuse, végétation qui a pris naissance sur le bord opposé au mésomètre et s'est dirigée vers le côté mésométrique (MM, le mésomètre et ses nombreux vaisseaux). Cette végétation est la caduque réfléchie, et elle est creusée d'une cavité qui renferme l'œuf en forme de long cylindre (O). Toutes ces dispositions sont tellement semblables à ce que nous avons décrit pour le rat et la souris (voir les fig. 85 et 86 de la pl. VII) que nous n'avons pas à nous arrêter ici pour expliquer comment a pris naissance l'énorme épaississement du chorion de la muqueuse, comment cet épaississement a encapsulé l'œuf, et formé ainsi la caduque réfléchie.

La cavité de la caduque réfléchie n'est pas tapissée d'épithélium. Le revêtement épithélial de l'utérus a disparu, comme chez la souris, dans le point où s'est arrêté l'œuf. A la partie toute supérieure de cavité de la caduque, là où elle se continue avec ce qui reste de la lumière utérine en voie d'oblitération (en CV, fig. 209), on voit l'épithélium de cette lumière disparaître graduellement en pénétrant dans la cavité de la caduque. La paroi de cette dernière est donc formée directement par les grosses cellules de la caduque (CD, fig. 209). Dans les parties périphériques et supérieures, ces cellules de la caduque réfléchie sont tassées les unes contre les autres et forment un tissu compact, parcouru par de nombreux vaisseaux; mais en approchant de la partie centrale, c'est-à-dire de la cavité, les cellules de la caduque sont comme dissociées, et appendues aux capillaires qui deviennent très nombreux. La surface de la cavité de la caduque ne se présente donc pas comme une paroi nettement délimitée; elle est tomenteuse, apparaissant, à un

faible grossissement, comme un feutrage irrégulier de fibrilles noueuses (fig. 206 et 213); à un fort grossissement, on voit que ces fibrilles sont des capillaires (*cc*, fig. 208) entre lesquels sont disposées, ou, pour mieux dire, auxquels sont appendues des cellules de la caduque (CD, fig. 208). En vertu de semblables dispositions, les hémorragies doivent être un fait normal dans la cavité de la caduque, et en effet on y trouve toujours abondamment des globules du sang maternel. Il n'est pas besoin d'insister ici, pour rappeler que ce fait est en rapport avec ce que nous avons vu pour les autres rongeurs, dont l'étude nous a amené à considérer la formation de l'ectoplacenta comme une édification ectodermique qui a pour effet de localiser une hémorragie maternelle primitivement diffuse et de la régulariser, au profit de l'embryon, dans des lacunes ectoplacentaires. C'est ce que nous vérifierons également pour le cochon d'Inde. Nous bornerons là ces indications sur l'utérus et la caduque réfléchie au 9e jour; la forme de cette caduque, ses rapports avec la cavité de l'utérus, la disposition des glandes, etc., tous ces détails accessoires sont mieux indiqués par les figures 206 et 213 que par toute description.

Passant à l'étude de l'*œuf-cylindre*, nous répétons que nous ne voulons pas revenir sur l'analyse des processus qui l'ont amené à la forme et à la constitution qu'il présente au 9e jour, ces processus ayant été suffisamment indiqués dans l'étude sur l'*inversion des feuillets*, et leur analogie complète avec ceux que nous avons examinés chez la souris rendant leur compréhension facile. Mais nous analyserons avec soin la constitution et les connexions de l'œuf à ce moment.

La figure 207 représente, à un grossissement de 30 fois, cet œuf-cylindre tel qu'on le trouve aux 8e et 9e jours. Dans toute son étendue, excepté vers la zone adhérente de son extrémité supérieure, cet œuf est limité extérieurement par l'entoderme proximal (*ip*). Dans la partie moyenne du cylindre cet entoderme proximal forme à lui seul l'œuf, c'est-à-dire que dans cette partie moyenne ce feuillet entodermique n'est doublé d'aucun autre feuillet; là, comme dans les autres régions, cet entoderme est formé d'une seule couche de cellules cubiques, un peu plus larges que hautes (voy. *ip*, dans les figures 209 et 210). Nous donnons le nom de cavité pleuro-péritonéale ou cœlome externe à la cavité de cette partie moyenne de l'œuf-cylindre; au premier abord, un tel nom, pour une cavité

limitée par l'entoderme, paraît chose paradoxale, illogique; nous avons expliqué, dans l'étude sur l'*inversion des feuillets*, que cette dénomination s'impose au contraire comme absolument logique, quand on a égard à la manière précoce ou tardive selon laquelle se passent les divers processus de production des feuillets blastodermiques des rongeurs à inversion. Ce que nous appelons ici cœlome externe est en effet destiné à mériter ce nom lorsque se sera développé le mésoderme, dont l'apparition est singulièrement en retard chez le cochon d'Inde.

A chacune de ses extrémités l'œuf-cylindre renferme une formation ectodermique particulière; dans l'extrémité libre, la sphère amniotique; dans l'extrémité adhérente, la calotte ectoplacentaire.

La *sphère amniotique*, primitivement pleine et compacte (voy. l'*inversion* des feuillets chez les rongeurs), s'est creusée d'une cavité (CAM, fig. 207) au 8ᵉ ou 9ᵉ jour. Mais cette cavité est excentrique (fig. 210), c'est-à-dire que la paroi ectodermique qui la circonscrit est d'une épaisseur très différente dans deux régions diamétralement opposées. Dans la région qui regarde vers la cavité du cœlome externe, cette paroi est mince, formée d'une seule couche de cellules peu épaisses, plus larges que hautes; c'est la *lame amniotique* proprement dite, telle que nous l'avons déjà vue chez la souris, sauf en ce qui concerne la présence d'une couche mésodermique chez ce dernier rongeur (voy. planche IX, fig. 99 et 105). Dans la région qui regarde le bout libre de l'œuf-cylindre, cette paroi est épaisse, formée de plusieurs couches de cellules plus hautes que larges (LM, fig. 210). Ceci est la *lame embryonnaire* (voy. LB, fig. 99, pl. IX, pour la souris) ou la *lame médullaire* (voy. LM, fig. 105, pl. IX, pour la souris). En comparant avec la souris, ces dénominations paraîtront suffisamment justifiées, et ce renvoi à l'embryologie de la souris nous dispensera d'entrer ici dans des explications superflues.

La *calotte ectoplacentaire* (fig. 209 et 211) se présente sous la forme d'une sorte de dôme ectodermique, dont la partie convexe regarde l'extrémité adhérente de l'œuf (cette partie convexe contribue à former ces adhérences) et dont la cavité est ouverte du côté de l'espace dit cœlome externe. On peut donc distinguer à cette calotte, comme on le ferait pour un verre à boire, des parois latérales, un fond, et un pourtour ou lèvres de l'ouverture. Dans toute son étendue, cette calotte est formée d'une double couche ectodermique, l'une extérieure (*lame ectoplacentaire externe*, LE, fig. 209), l'autre

intérieure (*lame ectoplacentaire interne*, LI,); au niveau du pourtour de l'ouverture (en *a*), les deux lames se continuent l'une avec l'autre; en ayant égard à la manière dont ont pris naissance ces dispositions (voy. la fig. schématique LVII dans le texte, et, pour l'homologie des parties chez la souris, les figures 120 et 122 de la planche X), on peut dire que la lame externe se replie pour venir former la lame interne. Le détail le plus important de cette calotte ectoplacentaire, c'est la disposition de l'entoderme par rapport à elle. Cet entoderme, suivi depuis la région moyenne de l'œuf-cylindre (voy. fig. 207), arrive au niveau du bord (*a*, fig. 209 et 211) de l'ouverture de la calotte, et à partir de là revêt les parois latérales de la calotte, formant une seule couche continue de cellules entodermiques, qui sont ici moins régulières cependant que dans les autres régions de l'entoderme; de plus, ces cellules entodermiques sont claires, se colorent peu par le carmin, et leur couche est ainsi bien distincte de celle des cellules de la lame ectoplacentaire externe, immédiatement adjacente, cellules foncées, c'est-à-dire prenant fortement les substances colorantes. Arrivé à la jonction des parois latérales avec le fond de la calotte, cet entoderme, que nous appellerons, comme pour la souris, *entoderme ectoplacentaire*, s'arrête brusquement; il se fixe à la caduque par les dernières cellules qui constituent sa partie la plus élevée, et, sauf ces faibles adhérences, il ne se continue avec rien. Nous savons que chez la souris il se replie en bas et en dehors pour se continuer avec l'entoderme distal (planche IX, fig. 105 à 109); nous savons aussi (voy. les figures schématiques LVI et LVII) que chez le cochon d'Inde les dispositions étaient primitivement analogues, mais que tous les feuillets distaux, entodermiques aussi bien qu'ectodermiques, ont été très précocement résorbés ou même ne se sont pas développés (entoderme distal), si bien qu'il ne reste plus que l'entoderme proximal. Quand, dans la suite de la présente étude, nous dirons *entoderme* tout court, cela voudra dire *entoderme proximal*, puisque chez le cochon d'Inde il ne saurait être question d'entoderme distal.

L'entoderme ne va donc pas revêtir le fond de la calotte ectoplacentaire; en cette seule région, la surface de l'œuf est formée par l'ectoderme, c'est-à-dire par la lame ectoplacentaire externe. Cette partie correspond au cône ectoplacentaire du type rat-souris, mais elle ne présente jamais le développement exubérant qui caractérise le cône ectoplacentaire de ces derniers rongeurs; elle reste à l'état de

simple lame, formée d'une seule couche de cellules ectodermiques. Intimement appliquée à la surface correspondante de la caduque, cette lame établit, avec la partie voisine de l'entoderme, les premières adhérences de l'œuf sur le terrain maternel. Ces adhérences, au 9e jour, ont lieu par simple contiguïté des éléments anatomiques maternels et fœtaux. C'est seulement dans le stade suivant que ces adhérences s'établiront d'une manière plus solide, l'ectoplacenta poussant dans le terrain maternel de véritables racines qui seront l'homologue des végétations plasmodiales endovasculaires précédemment décrites chez le lapin, chez la souris et chez le rat.

Les dimensions transversales de la calotte ectoplacentaire sont à peu près les mêmes chez tous les sujets; mais les dimensions longitudinales (selon l'axe de l'œuf-cylindre) sont très variables. La figure 209 représente un type de longueur moyenne; la figure 211 représente un type très court. On pourrait penser que la calotte de la figure 211 n'est telle que parce qu'elle est à un stade moins avancé de développement; il n'en est rien, car cette figure 211 est d'une femelle sacrifiée non au 9e, mais au 10e jour de la gestation (et pour le cochon d'Inde nous sommes absolument sûrs de l'âge attribué à nos pièces); de plus, on voit facilement que cette figure 211 est d'un œuf plus avancé dans son développement que l'œuf de la figure 209, car ici (fig. 211) la lame ectoplacentaire interne est déjà formée de deux couches épithéliales stratifiées, première indication de la multiplication cellulaire qui va amener l'oblitération de la fente ectoplacentaire, processus caractéristique du stade suivant.

b. Stade de l'oblitération de la fente ectoplacentaire (11e à 14e jour; fig. 212 à 222).

L'oblitération de la fente ectoplacentaire est le résultat d'une active végétation cellulaire siégeant dans la lame ectoplacentaire interne. Ces végétations prennent bientôt une disposition plasmodiale, et elles se prolongent, sous forme de racines, dans le tissu maternel. En même temps le sang maternel se répand dans les mailles du plasmode (lacunes sanguimaternelles), et toute la formation ectoplacentaire présente des dispositions entièrement semblables à celles que nous avons décrites déjà chez les autres rongeurs.

La prolifération cellulaire dont la lame ectoplacentaire interne est l'origine, se manifeste déjà au 10e jour (fig. 211), par le fait que

cette lame est alors composée d'une double couche de cellules, excepté vers les bords de l'ouverture de la calotte ectoplacentaire (*a, a,* fig. 211), région où le processus d'oblitération sera toujours en retard. Au 11e jour (fig. 212), la lame ectoplacentaire interne est formée de plus de deux couches de cellules, mais d'une manière irrégulière, c'est-à-dire que la prolifération cellulaire donne naissance à des bourgeons ectodermiques disposés de place en place, saillants dans la cavité ectoplacentaire, et variables quant à leur hauteur, les uns étant composés de trois rangées de cellules superposées (fig. 212, en 3), les autres de quatre et même de cinq rangées (fig. 212, en 1). La lame ectoplacentaire externe ne se modifie pas pendant ce temps; elle reste simple, formée toujours d'une seule couche ; elle attend, pour ainsi dire, les bourgeons que la lame interne pousse vers elle.

Cette prolifération de la lame ectoplacentaire interne est très rapide. Ainsi les figures 217 et 215 proviennent toutes deux de femelles sacrifiées au 12e jour, et cependant nous y voyons un état très avancé de la végétation cellulaire, donnant déjà naissance à des formes plasmodiales. — Sur la figure 217, on voit (à un grossissement de 220 fois) que les bourgeons de la lame ectoplacentaire interne, sans avoir dépassé, comme nombre de cellules superposées, l'épaisseur qu'ils présentaient sur la figure 212, prennent un caractère tout nouveau; leurs cellules les plus superficielles émettent des prolongements qui traversent la cavité ectoplacentaire et vont s'anastomoser avec des prolongements semblables émanés de cellules de la lame ectoplacentaire externe. Dès ce moment, la cavité ou fente de la calotte ectoplacentaire est cloisonnée, c'est-à-dire parcourue par des travées protoplasmiques, circonscrivant des mailles larges et irrégulières (PP, fig. 217). En même temps, les travées protoplasmiques de la lame interne, jointes à celle de la lame externe, s'étendent en dehors de cette dernière, pour pénétrer dans le terrain maternel. Ces végétations se font surtout sur la partie périphérique du fond de la calotte ectoplacentaire, et la lame entodermique qui existe à ce niveau est refoulée et perforée par ces végétations (PV, fig. 217) qui vont se mettre en connexion avec les capillaires de la caduque.

Sur la fig. 215, d'un autre ectoplacenta au 12e jour, la coupe n'a pas passé par une de ces végétations cellulaires plongeant dans la caduque, et la lame entodermique ectoplacentaire (IP) est ici intacte

et continue. Mais les travées qui cloisonnent la cavité ectoplacentaire sont plus développées; elles sont formées non seulement de prolongements protoplasmiques, mais encore de cellules complètes provenant des bourgeons de la lame ectoplacentaire interne (LI). On voit, en 2 et 3, des états plus ou moins avancés de ces bourgeons. On remarque en même temps que, dans ces travées cellulaires, les lignes de séparation des cellules sont peu nettes, comparativement aux lignes qui marquent les limites entre les cellules de la lame ectoplacentaire interne proprement dite (LI); ici, chaque corps cellulaire est bien individualisé, et ainsi est formée une couche *cytoblastique*, selon l'expression de van Beneden; là, au contraire, dans les travées en question, les corps cellulaires commencent déjà à se confondre en un plasmode (*plasmodiblaste* de van Beneden) réticulé, semé de noyaux.

Cet état est définitivement accusé dès le 13e jour (fig. 220) : alors on a nettement sous les yeux un plasmode réticulé (voyez ses mailles en PP, fig. 220), interposé entre deux couches cytoblastiques, la lame ectoplacentaire interne (LI), plus puissante, origine de la végétation plasmodiale, et la lame ectoplacentaire externe (LE), plus mince, formée d'une seule couche de cellules. Dès ce moment aussi, les mailles du plasmode sont remplies par le sang maternel, qui arrive par les végétations que le plasmode a poussées jusque dans l'épaisseur de la caduque. Nous reviendrons plus loin sur la manière dont s'établissent ces connexions entre le plasmode et les vaisseaux maternels.

Ainsi, au point de développement où nous venons d'arriver, la cavité ou fente de la calotte ectodermique est oblitérée, ou, pour mieux dire, est transformée en un tissu plasmodial réticulé, dans les mailles duquel circule le sang maternel. Il n'est pas besoin de faire remarquer combien ces dispositions, et la manière selon laquelle elles se sont produites, rappellent exactement tout ce que nous avons vu précédemment chez les autres rongeurs : même couche cytoblastique à la partie profonde de l'ectoplacenta; mêmes végétations plasmodiales provenant de cette lame cytoblastique, etc.

Pour en revenir à l'oblitération de la cavité ectoplacentaire ou à sa transformation en un complexus plasmodial réticulé, hâtons-nous de faire observer que cette transformation ne s'est produite que dans la base, dans le fond de la calotte ectoplacentaire. Dans les parois latérales de cette calotte, la fente ectoplacentaire subsiste

encore presque telle qu'elle était au 11e jour (fig. 212). L'aspect que présente alors l'ensemble d'une coupe de l'ectoplacenta est représenté dans les figures 214 (12e jour) et 219 (13e jour) et ces figures nous dispensent de tous détails descriptifs. Mais avant de poursuivre l'étude de la disparition de la fente ectoplacentaire jusque dansles parois latérales de la calotte, nous devons donner quelques indications sur les transformations subies jusqu'au 13e jour par le reste de l'œuf, et par les parties utérines voisines, parties dont nous avons laissé de côté l'étude pour poursuivre l'évolution de la calotte ectoplacentaire.

La caduque réfléchie se présente comme une formation de plus en plus volumineuse (comparer la figure 213, au 12e jour, avec la figure 206, au 9e jour). En même temps, elle se comporte d'une manière différente à son extrémité mésométrique (en haut sur toutes nos figures) et à son extrémité opposée (en bas). A son extrémité mésométrique, elle se confond de plus en plus avec la partie correspondante de la muqueuse utérine, de sorte qu'on voit graduellement disparaître l'étroit canal qui faisait, au début, communiquer entre elles les portions de cavité utérine situées au-dessus et au-dessous d'un renflement. Au 12e jour, cet étroit canal présente encore une mince lumière (fig. 213); au 13e jour, il n'est plus représenté que par un cordon épithélial interrompu par places. Bientôt on n'en trouvera plus aucune trace (fig. 223, pl. XIX). Ici, comme pour la manière dont se comporte l'autre extrémité de la caduque réfléchie, comme du reste pour tout ce qui est relatif à cette caduque, les choses sont tellement identiques à ce que nous avons vu chez le rat et la souris, que nous nous bornons à en faire une mention aussi brève que possible. — A son extrémité antimésométrique, qui formait précédemment une large base (fig. 206), et qui correspond au lieu d'origine de la caduque réfléchie, cette caduque se sépare graduellement de la partie correspondante de la muqueuse utérine. On voit en effet la lumière de cette cavité s'insinuer graduellement à ce niveau (fig. 213), étrangler la base de la caduque réfléchie, réduire son adhérence à un mince pédicule (fig. 218), qui persiste encore quelque temps (fig. 223, pl. XIX), puis disparaît (fig. 235). Il en résulte que les portions de cavité utérine situées au-dessus et au-dessous d'un renflement arrivent à communiquer de nouveau entre elles, mais que cette communication a lieu le long de la région antimésométrique de la masse de la caduque

réfléchie (fig. 235), tandis que primitivement (fig. 206) elle avait lieu le long de la région mésométrique.

Dans les parties de l'œuf autres que la calotte ectodermique voici les transformations qui se sont produites pendant les premières phases de l'oblitération de la calotte ectoplacentaire. Le cylindre ovulaire est encore allongé (comparer la fig. 214, au 12e jour, avec la fig. 207 au 9e jour). Dans les parois de la cavité amniotique une délimitation plus nette s'est établie entre ce qui sera les lames médullaires de l'embryon (LM, fig. 214 et 216), et la lame amniotique ectodermique (AM, fig. 216). Mais le fait essentiel, c'est la production du mésoderme. Nous n'avons pas recherché le mode précis d'apparition de ce feuillet chez le cochon d'Inde. Étudiant des coupes totales de renflements utérins, il ne nous était pas possible d'orienter exactement nos plans de section par rapport à la ligne primitive de la tache embryonnaire, et par suite nos préparations sont difficiles à interpréter quant au point précis où apparaît le mésoderme. Mais, pour notre objet spécial, la figure 216 suffit pour montrer que cette production commence en un point excentrique de l'aire embryonnaire, correspondant sans doute à quelque chose d'analogue à une ligne primitive, et de là s'étend dans trois directions différentes (1,2,3, fig. 216), c'est-à-dire entre les lames médullaires et l'entoderme embryonnaire (prolongement 1, fig. 216, mésoderme embryonnaire), sur la lame ectodermique de l'amnios (en 2, fig. 216, mésoderme amniotique), et sur la face interne de l'entoderme de la portion moyenne du cylindre ovulaire (prolongement 3, fig. 216, mésoderme extra-embryonnaire). Au 12e jour (fig. 214), cette dernière lame mésodermique (*ms*) monte déjà à moitié chemin entre les deux extrémités du cylindre, c'est-à-dire, entre la sphère amniotique et l'ectoplacenta. Mais bientôt elle va arriver jusqu'à l'ectoplacenta. C'est cette considération qui nous a fait interrompre l'étude de l'oblitération de la cavité ectoplacentaire pour rechercher, dans les transformations du reste de l'œuf, l'origine des nouveaux éléments (mésoderme) qui vont venir prendre part à la constitution de l'ectoplacenta. Avant de reprendre la description interrompue, faisons remarquer que dès maintenant le nom de cavité pleuro-péritonéale ou cœlome externe, donné à la cavité de la portion moyenne de l'œuf-cylindre, est bien justifiée : cette cavité commence à être tapissée par le mésoderme; elle représente une très large fente entre les deux lames du mésoderme,

c'est-à-dire entre la lame mésodermique qui double l'ectoderme (fig. 222, *m*), et la lame mésodermique qui double l'entoderme (*ms*, fig. 222). L'examen des figures 219 et 222 fera bien comprendre ces détails, à l'intelligence desquels nous sommes du reste préparés par la connaissance des mêmes parties chez la souris et le rat (voir les figures de la planche IX).

Reprenant l'étude de la calotte ectoplacentaire, il nous reste à voir d'abord comment sa cavité en forme de fente disparaît dans les parois latérales. Ici le processus est exactement la répétition de ce qu'il a été dans la partie basale. La lame ectoplacentaire interne, d'abord mince et d'un simple rang de cellules (fig. 209 et 212), s'épaissit, avec proéminences locales, bourgeons cellulaires ectodermiques qui font saillie dans la cavité ectoplacentaire (fig. 221); ces bourgeons cellulaires prennent la disposition plasmodiale, se prolongent jusqu'au contact des éléments de la lame ectoplacentaire externe, avec laquelle ils se soudent, et la cavité ectoplacentaire est ainsi transformée, dans toute son étendue, en un tissu spongieux, c'est-à-dire en un plasmode réticulé, dans les mailles duquel se répand et circule le sang maternel. Nous n'avons pas représenté les différentes phases de ce processus dans les parties latérales et vers les lèvres de l'ouverture de la calotte ectoplacentaire, puisque ces phases sont identiques à celles étudiées dans la base au fond de cette calotte. La figure 226 (pl. XIX) suffit pour en montrer le résultat final, tel qu'il se présente au commencement d'un stade ultérieur.

Pendant ce temps, le mésoderme, rampant sur la face interne de l'entoderme, a monté graduellement du bout libre vers le bout adhérent de l'œuf-cylindre. Il est arrivé ainsi (fig. 219) jusqu'au niveau des bords de l'ouverture de la calotte ectoplacentaire (en *a*, fig. 219); à partir de ce point il continue à monter, mais il abandonne l'entoderme; tandis que celui-ci est appliqué à la surface extérieure des parois latérales de la calotte ectodermique (IP, fig. 221), le mésoderme s'applique à la surface intérieure de ces parois, c'est-à-dire monte en doublant la lame ectoplacentaire interne (fig. 219 et 222), et au 13e jour il arrive ainsi jusqu'à mi-chemin de la base ou fond de la calotte ectoplacentaire. Disons de suite qu'au 14e jour il atteint et tapisse complètement le fond de cette calotte, sous la forme d'un mince feuillet qui ne comporte guère plus d'une rangée de cellules minces et plates, fusiformes sur la coupe (MS et NM, fig. 223 et 226).

Dès ce moment (fin du 13e, commencement du 14e jour), l'ectoplacenta est constitué par une vaste formation plasmodiale; la longue durée de ce plasmode à l'état pur, c'est-à-dire avant qu'il soit remanié par l'arrivée des vaisseaux fœtaux, les modifications qu'il subit pendant ce temps dans sa forme, les aspects particuliers que prennent ses noyaux et son protoplasma dans diverses régions, toutes ces particularités nous ont déterminé à distinguer ici un nouveau stade, dit *stade du plasmode ectoplacentaire.*

c. *Stade du plasmode ectoplacentaire* (14e à 18e jour; fig. 223 à 237).

Dans ce stade nous avons à examiner quelques modifications de l'ensemble de l'œuf (y compris la caduque réfléchie) et à insister surtout sur quelques transformations que subit l'ectoplacenta, dans lequel n'arrivent pas des parties nouvelles, mais où les parties actuellement existantes présentent diverses différenciations.

a. — Nous serons bref quant aux *modifications de l'ensemble de l'œuf.* Le fait le plus frappant c'est que sa forme a cessé d'être cylindrique pour devenir parfaitement sphérique : ce changement était déjà annoncé, au 13e jour (fig. 219), par le développement que présentait le diamètre transversal du cylindre ovulaire. Au 14e jour (fig. 223), la forme sphérique est à peu près complète; cependant, détail du reste sans importance, l'œuf peut parfois présenter un léger retard dans ce changement de forme; c'est ainsi qu'on peut trouver, encore au 17e jour (fig. 236), un œuf ovoïde. Dans cette nouvelle forme, l'œuf du cochon d'Inde ressemble à tous égards à celui de la souris aux 9e et 10e jours (voir les fig. 119 et suivantes de la planche X). Comme chez la souris, nous trouvons, à l'hémisphère opposé à celui qu'occupe l'ectoplacenta, le corps de l'embryon recouvert de son voile amniotique (AM, fig. 223), et, à la face ventrale de ce corps, la première indication de la gouttière intestinale (IN, fig. 223). En même temps apparaît une formation nouvelle, qui, partie de l'embryon, doit venir rejoindre le placenta; c'est l'allantoïde (Al, fig, 223).

L'allantoïde du cochon d'Inde nous a paru se développer exactement comme celle de la souris, c'est-à-dire par un bourgeon mésodermique plein, sans prolongement entodermique creux. Cependant, avec nos coupes totales de renflements utérins, nous n'avons pas disposé de préparations orientées avec assez de précision et de

régularité pour pouvoir trancher la question, qui n'est qu'accessoire au point de vue de l'objet que nous poursuivons spécialement ici. Sur la figure 223, l'embryon est coupé obliquement, de sorte que l'allantoïde apparaît comme un bourgeon latéral du mésoderme; mais il est bien évident que cette partie latérale est en même temps postérieure. Dans la figure 224 nous avons repris, à un grossissement de 40 à 50 fois, cette région allantoïdienne. On voit que le bourgeon mésodermique de l'allantoïde prend naissance dans le mésoderme qui enveloppe l'intestin postérieur (IP) et dans la partie correspondante de la lame mésodermique de l'amnios, absolument comme chez le type rat-souris (voir la fig. 121 de la pl. X). Ce bourgeon mésodermique est, dès son apparition, riche en vaisseaux sanguins. La façon dont se comporte ensuite l'allantoïde est si identique avec ce que nous avons vu chez la souris, qu'il nous suffira d'indiquer en deux mots ce qu'on voit sur les figures 235 et 236. Au 15e jour (fig. 235), le bourgeon allantoïdien, en forme de grosse massue, est flottant dans la grande cavité pleuro-péritonéale extra-embryonnaire ou cœlome externe (PP) et s'allonge dans la direction de la face inférieure de l'ectoplacenta (comparer avec la fig. 121, de la pl. X, chez le type rat-souris). Au 17e jour, il est arrivé au contact de l'ectoplacenta, dans lequel il va apporter les vaisseaux. (Période suivante, dite *période de remaniement de l'ectoplacenta.*)

Le changement de forme de l'œuf est en rapport avec les *modifications de la caduque réfléchie*. La masse de celle-ci ne change pas de forme, car, dès le début (fig. 206 et 213), elle était à peu près sphérique; mais c'est sa cavité intérieure qui change de forme et se dilate transversalement, parallèlement à la dilatation de l'œuf dans le même sens. Par suite on voit diminuer l'épaisseur des parois de la capsule formée par la caduque et cet amincissement se produit à la fois par l'étirement des éléments de cette paroi et par leur résorption. Il se passe donc ici des phénomènes identiques à ceux que nous avons décrits avec tant de détails chez la souris (fig. 129, pl. XI, et fig. 134, pl. XII), et que par suite nous croyons inutile de décrire à nouveau chez le cochon d'Inde. Sur la figure 223 on verra que les couches les plus internes de la caduque réfléchie sont devenues peu compactes, creusées de lacunes irrégulières; que ses couches externes sont plus compactes, et que de ce côté seulement la paroi de la caduque a une limite

nette et bien marquée. De même au 14e jour (fig. 235). Enfin au 17e jour (fig. 236), ces caractères sont plus marqués : toute la moitié interne de l'épaisseur de la caduque réfléchie est comme diffuse, sans limite précise. N'oublions pas que là elle est directement en rapport avec l'entoderme de la vésicule ombilicale (entoderme proximal), puisque depuis longtemps il n'y a plus ni entoderme ni ectoderme distal, et que certainement les débris de la caduque sont absorbés par cet entoderme pour contribuer à la nutrition de l'œuf. Aussi l'épaisseur de la caduque réfléchie est-elle singulièrement diminuée au 17e jour. (Noter, pour se rendre compte de cet amincissement, que la figure 223 est à un grossissement de six fois et demi, et la figure 236 à un grossissement de cinq fois seulement).

b. — Les changements qui se produisent dans l'ectoplacenta du 14e au 18e jour se rapportent à sa forme, à la constitution de son réseau plasmodial, aux modifications de ses lames entodermique et mésodermique.

La *forme* de l'ectoplacenta cesse d'être celle d'une calotte cylindrique pour devenir celle d'un disque, d'un gâteau excavé sur la région centrale de sa face inférieure. Déjà au 13e jour (fig. 218 et 219) la calotte était moins haute qu'au début (fig. 214) : l'active prolifération plasmodiale dont sa base était le siège donnait des dimensions plus larges à cette base ou fond, relativement aux parois latérales qui ne croissaient pas dans la même proportion; puis, à mesure que l'œuf a passé à la forme sphérique, ces parois latérales se sont déjetées et étalées en dehors, de sorte que l'ectoplacenta a pris la forme d'une assiette renversée (fig. 223), plus ou moins profonde (fig. 226). Mais alors survient un nouveau processus d'accroissement local. Tout autour de la partie centrale de la face inférieure, ce disque placentaire présente un épaississement rapide (en *b*, *b*, fig. 223) ; cet épaississement forme une saillie circulaire, une sorte d'anneau qui se retrécit graduellement, circonscrivant ainsi ce que nous appellerons l'*excavation centrale* de l'ectoplacenta (voir les fig. 235 et 236). Cette excavation centrale renferme une formation mésodermique particulière, le *noyau mésodermique ectoplacentaire* qui s'est développé et a été à demi encapsulé par l'excavation centrale au fur et à mesure de son développement. C'est pourquoi nous passerons de suite à l'étude du mésoderme ectoplacentaire.

Nous avons vu le mésoderme monter graduellement de la région

de l'embryon vers celle de l'ectoplacenta (fig. 214), atteindre celui-ci (fig. 219), et enfin (fig. 223) revêtir toute sa face inférieure d'une mince couche dite *lame mésodermique ectoplacentaire*. Cette lame mésodermique reste mince dans toutes les parties périphériques de la face inférieure du disque ectoplacentaire; mais dans la région centrale de cette face, elle présente déjà, au 14e jour (fig. 226 en NM), des épaississements locaux qui s'accroissent rapidement, deviennent confluents et donnent bientôt naissance à une épaisse couche d'éléments mésodermiques (en EC, fig. 235, au 15e jour). Examinée à un fort grossissement, cette couche, que nous nommerons dès maintenant le *noyau mésodermique ectoplacentaire* (NM, fig. 233), se montre formé uniquement de cellules étoilées, à nombreux prolongements ramifiés, qui s'anastomosent ou s'accolent d'une cellule à la cellule voisine, circonscrivant ainsi des mailles irrégulières (fig. 234). Fait important, il n'y a pas trace de vaisseaux sanguins dans cette formation mésodermique; et, en effet, en y réfléchissant, on ne voit pas comment ce noyau mésodermique ectoplacentaire pourrait en contenir, car il est bien loin de l'aire vasculaire, dont les limites extrêmes (sinus terminal, ST, fig. 223 et 235) arrivent à peine à mi-chemin entre la région embryonnaire et la région ectoplacentaire de l'œuf. C'est par l'arrivée de l'allantoïde que ce noyau mésodermique recevra ses vaisseaux. Ce noyau mésodermique se produit précisément dans la partie médiane où se dessine l'excavation centrale de l'ectoplacenta; il comble cette excavation au fur et à mesure de sa production, et comme les lèvres de l'excavation se rapprochent peu à peu, ainsi que les bords d'une bourse à demi-fermée, le noyau mésodermique se trouve encapsulé dans l'intérieur de l'excavation qu'il remplit. Tel est l'état des choses au 17e jour (fig. 236). A ce moment, ni à aucun moment ultérieur, l'excavation centrale de l'ectoplacenta n'est complètement fermée en bas; là, le noyau mésodermique se continue avec la lame mésodermique qui recouvre le reste de la face inférieure de l'ectoplacenta; là, l'allantoïde arrive, au 17e jour (fig. 236 et 237), et amène ses vaisseaux dans ces différentes formations mésodermiques, par l'intermédiaire desquelles il les fait pénétrer jusque dans le plasmode ectoplacentaire (période de remaniement de l'ectoplacenta).

La *lame entodermique de l'ectoplacenta* est une formation qui n'est destinée à rien donner d'essentiel. Perforée de place en place

par les prolongements que le plasmode émet dans l'épaisseur de la caduque (en PV, PV, fig. 226 et suivantes), cette lame entodermique revêt d'une manière discontinue la surface supérieure du disque ectoplacentaire dans une zone périphérique qui répond aux parois latérales de l'ancienne calotte ectoplacentaire. Cet entoderme présente quelques tentatives de végétation, de productions villeuses, dont le développement ne va pas loin, et qui, stationnaires dans le stade actuel, seront, dans la période suivante, soumises à une dégénérescence et une atrophie qui ne laissera de ces parties que des restes méconnaissables, du moins en certains points. Sur la figure 226, on voit l'entoderme, suivi de la partie moyenne de l'œuf (en IP) jusque sur la surface extérieure de l'ectoplacenta (en IE), présenter, à ce niveau, ces quelques traces de prolifération; il se compose par places de deux et même trois rangs de cellules; mais ces cellules, dans ces régions plus épaisses et saillantes, ne sont pas bien adhérentes entre elles (fig. 230, en IE; 14e jour), les superficielles se détachant des profondes qui seules forment une couche continue. Au 15e jour (fig. 233), les dispositions sont les mêmes, et elles n'ont pas sensiblement varié au 17e jour (fig. 237, en IE). Nous ne nous arrêterons pas davantage sur cet entoderme ectoplacentaire, dont nous n'avons parlé que pour être en état de comprendre la nature des débris cellulaires auxquels il donne lieu dans les périodes ultérieures.

Nous arrivons donc à la partie la plus essentielle, au *plasmode ectoplacentaire*. La puissance qu'il a acquise dès le 14e jour (fig. 226) et qui ne fait que croître les jours suivants, est vraiment remarquable. C'est un énorme gâteau de plasmode, semé de noyaux, et parfaitement comparable aux plasmodies de myxomycètes, avec cette différence que la masse plasmodiale n'est pas compacte (sinon en certaines couches que nous préciserons ci-après) mais spongieuses, c'est-à-dire creusées d'innombrables mailles ou lacunes dans lesquelles se répand le sang maternel. C'est sur ce premier point que nous devons insister, c'est-à-dire étudier ces singulières racines par lesquelles le plasmode plonge dans le tissu de la caduque sérotine.

Dès le 12e jour (fig. 217, pl. XVIII), nous avons vu apparaître ces prolongements plasmodiaux (en PV, fig. 217 et 220); dès ce moment ces prolongements sont creux, réticulés, et contiennent du sang maternel qu'ils apportent à l'ectoplacenta. Au 14e jour

(fig. 223 et 226 en PV), ils sont plus nombreux; les uns partent de la région centrale de la face supérieure du disque ectoplacentaire, région correspondant au fond de l'ancienne calotte ectoplacentaire, et par suite ils plongent directement dans la caduque sérotine, sans avoir à traverser ou refouler l'entoderme ectoplacentaire, puisque cette région n'a jamais été revêtue d'entoderme (fig. 210, 211 et 212) : tels sont les quatre prolongement représentés dans la partie supérieure de la figure 226. Les autres partent des régions latérales de la face supérieure du disque ectoplacentaire et, pour pénétrer dans le terrain maternel, refoulent et perforent l'entoderme ectoplacentaire. Quel que soit leur mode d'origine, ces prolongements se comportent ensuite tous de même; ils s'irradient dans le tissu lâche de la caduque sérotine, s'y mettent en rapport avec les vaisseaux sanguins de cette caduque, et deviennent ainsi les voies afférentes et efférentes du sang maternel dans l'ectoplacenta. Il est bien évident que ces prolongements ou racines plasmodiales sont absolument les homologues de ce que chez le lapin, chez la souris et le rat nous avons décrit sous le nom de formation plasmodiale endovasculaire. Mais autant étaient clairs et précis les rapports de cette formation avec les vaisseaux utérins chez les rongeurs sus-indiqués, autant demeurent obscures les connexions des prolongements plasmodiaux avec les vaisseaux maternels chez le cochon d'Inde. Chez le lapin et chez le type rat-souris, la formation plasmodiale endovasculaire pénétrait dans les sinus utérins de la caduque sérotine, et, s'étendant sur la surface interne de ces sinus, prenait la place de leur endothélium. Mais chez le cochon d'Inde, la caduque sérotine ne présente pas de sinus, ni gros ni petits, mais seulement des capillaires très nombreux, flottant pour ainsi dire dans le tissu lâche que forment les cellules de la caduque, comme nous l'avons décrit et figuré (fig. 208) pour les zones internes de la caduque réfléchie. Or, malgré l'examen attentif d'innombrables préparations, il ne nous a pas été donné une seule fois de voir d'une manière parfaitement satisfaisante la continuité d'un de ces capillaires avec la cavité réticulée d'un prolongement plasmodial. Capillaires et prolongements plasmodiaux serpentent irrégulièrement dans le tissu lâche de la caduque; sur des coupes sériées, en fixant son attention sur les trabécules terminales d'un prolongement plasmodial, on pense pouvoir le suivre jusqu'au bout; mais, d'une coupe à l'autre, il se dévie, change de plan, et échappe à

l'examen. On voit bien qu'il aboutit à des capillaires, que capillaires et prolongements plasmodiaux se font suite ; mais les points d'union disparaissent dans un enchevêtrement qu'il est impossible de débrouiller. Ce que nous avons pu voir de plus précis, et qui s'est présenté nombre de fois à notre examen, est représenté dans la figure 228. Le prolongement plasmodial est réticulé (PV, PV); il est formé de travées dans certains points desquelles sont accumulés de nombreux noyaux (en 1 et 2, fig. 228); de ces travées, les plus fines, celles qui peuvent être dites terminales (en 3), arrivent jusqu'au contact de la surface externe d'un capillaire (*cc*), dont la lumière paraît s'ouvrir à ce niveau dans les mailles du plasmode.

De cette disposition on peut conclure que très probablement les prolongements plasmodiaux en question ne pénètrent pas dans les capillaires, mais restent à leur surface externe, les entourent, en détruisent la paroi, et reçoivent ainsi le sang maternel. Cette manière de se comporter semble au premier abord complètement différente de celle qu'affecte chez les autres rongeurs la formation plasmodiale endovasculaire dans ses rapports avec les sinus qu'elle envahit. Mais n'avons-nous pas vu que chez le rat la formation plasmodiale endovasculaire peut arriver dans les sinus en se glissant en dehors de leur endothélium, entre celui-ci et la substance de la caduque dans laquelle est creusé le sinus (voir la figure 259, planche XIV, en 3). Que cette disposition se généralise, que le sinus soit réduit à un simple capillaire, et alors le processus est identiquement le même chez le cochon d'Inde, que chez le rat. Aussi malgré l'insuffisance de nos observations chez le cochon d'Inde tout vient confirmer l'homologie complète entre les prolongements ou racines plasmodiales de son ectoplacenta et la formation plasmodiale endovasculaire des autres rongeurs.

Il ne nous reste plus à parler que de la masse plasmodiale elle-même, du disque plasmodial compris entre la lame entodermique qui est à sa face supérieure et la lame mésodermique qui est à sa face inférieure. Pendant tout le stade actuel, c'est-à-dire du 14e au 18e jour, ce disque n'est formé que par un seul élément anatomique, le plasmode ectoplacentaire, dans les mailles duquel est répandu le sang maternel.

En effet, chez le cochon d'Inde, comme chez les autres rongeurs, il n'y a pas lieu de distinguer pendant longtemps une couche cyto-

blastique et une couche plasmodiale (cytoblaste et plasmodiblaste de van Beneden). La lame ectoplacentaire interne, qui, au 12e jour (fig. 215, en LI), était formée de cellules distinctes, prend rapidement les caractères du plasmode auquel elle donne naissance, c'est-à-dire que ses cellules se fondent en une couche de protoplasma semée de noyaux; mais en même temps ces noyaux se divisent rapidement et deviennent si nombreux qu'ils sont étroitement serrés les uns contre les autres. Il en résulte que la partie la plus profonde du disque ectoplacentaire présente un aspect particulier, celui d'une lame compacte très foncée, très colorée par les réactifs, les noyaux tassés les uns contre les autres prenant fortement les matières colorantes. La figure 226 montre la disposition de cette *lame compacte* sur une coupe d'ensemble au 14e jour. La figure 227 en montre les détails de composition à un grossissement de 230 fois. On voit que les noyaux y sont relativement très petits, qu'ils sont nombreux et très rapprochés les uns des autres; que cette lame compacte n'est pas creusée de cavités recevant le sang maternel (lacunes sanguimaternelles); on voit enfin qu'à cette époque (14e jour) cette lame compacte est limitée inférieurement (du côté du feuillet mésodermique *ms*) par une ligne régulière, sans encoches, ni saillies, si ce n'est vers la région centrale, au niveau des épaississements mésodermiques NM (premier indice du noyau mésodermique), où cette ligne décrit de légères flexuosités. Mais cette disposition simple et régulière ne persiste pas longtemps; au 15e jour, la ligne limite inférieure de la lame compacte décrit de fortes flexuosités, d'abord bien accusées dans les régions centrales et qui s'étendent plus ou moins sur la périphérie (figures 233, 236 et 237). En même temps le feuillet mésodermique correspondant s'épaissit. Nous avons déjà décrit l'épaississement de sa partie centrale, donnant naissance à ce que nous avons appelé *noyau mésodermique ectoplacentaire*, et nous n'y reviendrons pas; mais en dehors même de ce noyau, en dehors de l'excavation centrale, le feuillet mésodermique ectoplacentaire subit un épaississement peu considérable et à peine perceptible à un faible grossissement (fig. 235), mais se traduisant, à un fort grossissement (fig. 231), par ce fait que la couche de mésoderme se montre composée de deux assises de cellules superposées. Or dans toutes les dépressions interposées aux saillies que dessine alors la ligne limite de la lame compacte du plasmode, les cellules mésodermiques sont plus nombreuses encore et forment des amas rem-

plissant ces dépressions (fig. 233, région 2). Ces dispositions sont encore plus accentuées au 17e jour (fig. 237). On dirait que le mésoderme émet des poussées qui tendent à pénétrer dans le plasmode pour en commencer déjà le remaniement; ces poussées sont surtout accentuées au niveau du noyau mésodermique ectoplacentaire (fig. 237), où par places le mésoderme pénètre profondément dans le plasmode. C'est bien comme un commencement de remaniement qu'il faut interpréter ces dispositions : les vaisseaux allantoïdiens n'arrivent que tardivement à l'ectoplacenta; celui-ci présente une masse plasmodiale énorme; c'est pourquoi le remaniement est sinon commencé, au moins préparé par ces poussées mésodermiques, qui serviront de premières voies de pénétration pour les vaisseaux fœtaux.

Si, de la couche inférieure ou interne, c'est-à-dire de la *lame compacte* du plasmode, nous sautons, à travers toute son épaisseur (sur laquelle nous nous arrêterons plus loin), vers la couche supérieure ou externe, nous y trouvons les dispositions bien différentes. Ici les noyaux ne prolifèrent que peu ou pas; ils restent rares et clairsemés; ils deviennent volumineux : autant de caractères entièrement opposés à ce que nous avons vu pour la couche interne ou lame compacte. En passant de la figure 227 (14e jour), à la figure 230 (15e jour), figurées toutes deux au grossissement de 230 fois, on assiste à cette augmentation de volume des noyaux; et enfin sur la figure 237 ces noyaux sont si volumineux qu'ils sont parfaitement accusés quoique ce dessin soit fait à un grossissement de 37 fois seulement. Mais un autre phénomène, bien accusé sur la figure 230, c'est que, autour de ces gros noyaux, le plasmode tend à s'individualiser en énormes cellules distinctes. Nous assistons en un mot à la formation de *cellules géantes ectodermiques* (G, fig. 227 et 230), telles que nous les avons vues se produire si abondamment dans les couches superficielles du plasmode ectoplacentaire chez les autres rongeurs et spécialement chez le type rat-souris (voir notamment la figure 170, pl. XV, et la fig. 180, pl. XVI). Ici aussi ces cellules géantes ectodermiques se colorent moins bien par le carmin que le plasmode dont elles proviennent; leur protoplasma devient réticulé (fig. 230); leur noyau présente sa substance chromatique disposée en un large réseau à nœuds volumineux et très colorés.

Nous donnerons donc à la couche supérieure du disque plasmo-

dial ectoplacentaire le nom de *couche des cellules géantes.* Ce n'est pas à dire que toujours et partout le protoplasma s'individualise en cellule géante autour de chaque gros noyau. Chez le cochon d'Inde, la formation des cellules géantes, processus qui atteint chez le rat et la souris un si haut degré de puissance, reste très restreinte, et ne se produit que par places; la plus grande partie de la couche supérieure du disque plasmodial reste à l'état de plasmode parsemé de gros noyaux (voy. la fig. 237); mais l'homologie entre les éléments de cette couche et les cellules géantes ectodermiques est si évidente, qu'il n'y a pas à hésiter pour le choix de la dénomination que nous venons d'employer. Du reste, là où l'individualisation se produit, elle est complète et donne des éléments bien isolés, tels que ceux représentés dans la figure 229.

Chez le rat et la souris, les cellules géantes ectodermiques, dérivées du plasmode, se produisaient au contact de la caduque, et nous avions dû examiner leur apparition et leurs rapports dans les plus minutieux détails pour bien démontrer que ces cellules géantes ne dérivent pas de la caduque; qu'elles sont bien d'origine fœtale ectodermique. Chez le cochon d'Inde cette démonstration saute aux yeux, à l'examen de n'importe quelle coupe d'ensemble du disque ectoplacentaire. En effet, si, à la partie centrale de la face supérieure de l'ectoplacenta (en 3, 3, fig. 226 et 237) les rapports de la couche des cellules géantes sont les mêmes que chez les autres rongeurs, c'est-à-dire si ces éléments apparaissent dans le voisinage immédiat de la caduque, il n'en est pas de même pour les parties périphériques; là, le disque ectoplacentaire est revêtu d'une couche d'entoderme (l'entoderme ectoplacentaire, IE, fig. 226, 227, 230, 233, 237); cet entoderme sépare le plasmode d'avec la caduque, et par suite, pour les cellules géantes qui apparaissent en dedans de cet entoderme (voir notamment la fig 130), il est impossible de penser à les faire dériver de la caduque, laquelle est en dehors de la lame entodermique ectoplacentaire. On voit, par cet exemple parmi tant d'autres relatés au cours du présent travail, combien l'étude comparée d'une formation, dans les divers types où elle se rencontre, permet de réunir des démonstrations concordantes sur l'origine et la signification de cette formation.

Après la couche interne ou *lame compacte* du disque ectoplacentaire, après sa couche externe ou *couche des cellules géantes*, nous terminerons l'étude du plasmode par l'examen de sa zone moyenne,

la plus épaisse. Elle constitue une immense formation plasmodiale réticulée, homogène dans toute son étendue, où on ne voit d'autres différences locales qu'une plus ou moins grande largeur des mailles, ou lacunes sanguimaternelles qui le parcourent. Les mailles les plus larges partent des racines ou prolongements que le plasmode émet dans l'épaisseur de la caduque; de ces racines, les grosses lacunes sanguimaternelles s'irradient dans le plasmode, disposition bien marquée par les figures 226 et 233. De plus, deux régions du plasmode sont remarquables par les dimensions de leurs lacunes sanguimaternelles. C'est d'une part la région qui confine immédiatement à la lame compacte (fig. 226), et qui bientôt même (fig. 237, au 17e jour) fait partie de cette lame compacte, car on voit que peu à peu les lumières de ces larges sinus sont entourées par la lame compacte, et apparaissent creusées dans les lobules saillants que dessine cette lame alors que son remaniement est préparé par les expansions mésodermiques précédemment décrites (pour l'établissement de ces dispositions, examiner successivement les figures 226, 233 et 237). Nous donnerons donc à ces larges cavités le nom de *lacunes sanguimaternelles de la lame compacte* (CL, fig. 231). C'est d'autre part la région qui confine immédiatement à la couche des cellules géantes, région dans laquelle les mailles du plasmode sont cependant généralement moins larges que dans la région précédente. Nous leur donnerons le nom de *lacunes sanguimaternelles de la couche des cellules géantes*. Le reste du plasmode est formé de mailles régulières et toutes à peu près d'égal calibre : ce sont les *lacunes sanguimaternelles intermédiaires* (voir les figures 227 et 230 en LM); elles sont, à la circulation du sang maternel dans l'ectoplacenta, ce que les capillaires sont à un appareil circulatoire quelconque; elles sont donc intermédiaires et quant à leurs dimensions et quant à leur place dans le trajet circulatoire. En effet, les injections montrent que le sang maternel se rend d'abord dans les lacunes de la lame compacte, se répand de là dans les lacunes intermédiaires, d'où il arrive dans les lacunes de la couche des cellules géantes. Les lacunes sanguimaternelles de la lame compacte font donc partie des voies afférentes (la figure 237 montre assez nettement l'ensemble de ces voies afférentes); les lacunes sanguimaternelles de la couche des cellules géantes représentent au contraire les voies efférentes. Ainsi, avant la période de remaniement, avant l'arrivée des vaisseaux fœtaux, le sang maternel se rend d'abord

directement à la face inférieure de l'ectoplacenta, puis filtre dans l'ectoplacenta en allant de la face inférieure à la face supérieure. Cette disposition est homologue de celle que nous avons décrite dans le placenta du lapin; elle sera un peu modifiée par le remaniement qui lobulera l'ectoplacenta, mais les dispositions indiquées dès maintenant sont en rapport avec les dispositions ultérieures.

Pour résumer les divers stades de la période de formation de ce vaste plasmode ectoplacentaire, nous pouvons dire que l'œuf, au début de la période de formation de l'ectoplacenta, a la forme d'un cylindre, contenu dans la capsule formée par la caduque réfléchie. Ce cylindre est formé par l'entoderme (entoderme proximal) et contient à son extrémité libre la sphère amniotique, à son extrémité adhérente la calotte ectoplacentaire. Celle-ci est formée de deux feuillets ectodermiques (lame ectoplacentaire externe et lame ectoplacentaire interne) entre lesquels est une fente (cavité ectoplacentaire); de la lame ectoplacentaire interne naissent des végétations cellulaires qui donnent naissance à un plasmode réticulé qui remplit la cavité ectoplacentaire et pousse des prolongements jusque dans le tissu de la caduque sérotine (prolongements qui sont homologues de la formation plasmodiale endovasculaire des autres rongeurs). Alors l'œuf change de forme; de cylindrique il devient sphérique, et par suite l'ectoplacenta s'étale, de sorte qu'il cesse de figurer une calotte pour prendre la forme d'un disque, dont la partie centrale est seule profondément excavée (excavation centrale de l'ectoplacenta). En même temps le mésoderme, qui a pris naissance dans la région embryonnaire de l'œuf, monte à la face interne de l'entoderme, atteint l'ectoplacenta, en revêt la face inférieure et forme, en s'épaississant, un noyau mésodermique qui remplit l'excavation centrale de l'ectoplacenta. C'est à cette époque que le plasmode ectoplacentaire acquiert sa plus grande puissance. Il circonscrit des lacunes sanguimaternelles, de dimensions diverses, dont les profondes, très larges, dites lacunes sanguimaternelles de la lame compacte, représentent les voies afférentes du sang maternel, dont les superficielles, moins larges, et dites lacunes de la couche des cellules géantes, représentent les voies efférentes, et dont les moyennes, petites et innombrables, lacunes sanguimaternelles intermédiaires, sont des voies intermédiaires entre les afférentes et les efférentes. L'ectoplacenta est alors parcouru uniquement par le sang maternel; mais il est prêt à recevoir le sang fœtal, et le mésoderme a déjà

émis dans son épaisseur des prolongements qui préparent son remaniement. Celui-ci va être effectué par les vaisseaux fœtaux que l'allantoïde apporte à la face inférieure de l'ectoplacenta.

B. — *Période de remaniement de l'ectoplacenta.*

Cette période va environ du 18e au 25e jour de la gestation. Elle nous fait assister, comme chez les autres rongeurs, à un processus d'envahissement de l'ectoplacenta par les capillaires fœtaux, de sorte que les voies de la circulation maternelle se juxtaposent aux voies de la circulation fœtale. Mais sur le cochon d'Inde, vu le volume du placenta, ce remaniement aboutit à une lobulation particulière de placenta, sans analogue chez les autres rongeurs, et qui rappelle au premier abord la disposition des lobules hépatiques.

Au 17e jour, c'est-à-dire à la fin de la période précédente, l'allantoïde était arrivée (fig. 237, pl. XIX) à la face inférieure de l'ectoplacenta, au contact de son *noyau mésodermique*. Graduellement, pendant le 18e jour, l'allantoïde se fusionne avec le mésoderme ectoplacentaire et y jette ses vaisseaux. Ceux-ci pénètrent aussi bien dans la mince lame mésodermique qui revêt la face inférieure du placenta (en 1, fig. 237) que dans le noyau mésodermique qui en occupe l'excavation centrale; et aussitôt ils se jettent dans les prolongements que ces diverses formations mésodermiques envoyaient déjà dans la lame compacte de l'ectoplacenta (fig. 237). Il en résulte que dès le 19e jour (fig. 238, planche XX) une coupe du disque placentaire, perpendiculairement à sa surface et passant par son centre, présente un aspect tout nouveau. On y aperçoit, en allant de bas en haut, trois couches qui se distinguent par leur teinte et leur épaisseur, la plus inférieure étant la plus mince et la plus claire, la supérieure étant la plus foncée et la plus épaisse (1,2,3, fig. 238).

La couche inférieure (1, fig. 238 et 239) n'est formée que de mésoderme avec quelques vaisseaux allantoïdiens, fins et très peu nombreux. Son étude ne présente rien d'intéressant pour le moment; nous ne nous y arrêterons pas.

La couche supérieure (3, fig. 238 et 239) est la partie du plasmode dans laquelle n'ont pas encore pénétré les vaisseaux fœtaux; elle est à peu près identique à ce qu'était toute la masse primitive

du plasmode au 17e jour, si ce n'est que sa limite inférieure est moins régulière, dessinant de grandes dentelures saillantes vers le bas (fig. 238) et sur lesquelles se distinguent, à un plus fort grossissement, d'autres dentelures plus petites (fig. 239) : ces dentelures sont dues à la pénétration du mésoderme et des vaisseaux allantoïdiens qui mordent graduellement sur le plasmode primitif pour former, en se joignant aux fragments qu'ils en détachent ainsi, la couche du *plasmode remanié* (2, fig. 238 et 239), sur l'examen de laquelle nous devons nous arrêter avec plus de détails, puisqu'il s'agit ici d'une formation nouvelle.

Cette couche moyenne ou couche du *plasmode remanié* est formée d'îlots plasmodiaux entourés de tissu mésodermique avec vaisseaux fœtaux. Les îlots plasmodiaux sont des fragments de ce que nous avons étudié au 17e jour sous le nom de lame compacte du plasmode placentaire (d'après la figure 237, pl. XIX). Chacun de ces îlots est donc creusé d'une grande lacune sanguimaternelle. Si nous abordions ici pour la première fois l'étude d'un processus de ce genre, sa description demanderait de longs et minutieux détails; mais ce qui se passe ici, dans l'ectoplacenta du cochon d'Inde, est identique à ce que nous avons décrit chez le lapin sous le titre de pénétration des cloisons mésodermiques vasculaires et de subdivision de l'ectoplacenta en colonnes ectoplacentaires (voy. les figures 30, 31 et 32 de la planche III). Seulement les colonnes ectoplacentaires circonscrites par le mésoderme chez le lapin sont rectilignes, et, sur une coupe bien orientée, peuvent être suivies sur une grande longueur; chez le cochon d'Inde au contraire, les portions de plasmode (avec lacunes sanguimaternelles), que les cloisons mésodermiques vasculaires circonscrivent, sont tortueuses et il est rare que, sur une coupe, on puisse les suivre sur une grande étendue; il est rare surtout qu'on puisse les suivre de manière à constater les connexions qu'elles conservent avec le reste, non encore remanié du plasmode. Ainsi sur la figure 239 on serait tenté de croire au premier abord que les îlots plasmodiaux épars dans la couche 2 sont des îlots parfaitement isolés. C'est que cette figure représente une coupe verticale, c'est-à-dire perpendiculaire au disque placentaire, et que sur de pareilles coupes les connexions en question sont rarement visibles; mais elles apparaissent mieux sur les coupes horizontales, c'est-à-dire faites parallèlement à la surface du disque placentaire. Ainsi sur la figure 240, qui représente

une coupe de ce genre (nous reviendrons plus loin sur les dispositions d'ensemble de cette coupe), on voit, aussi bien dans le plasmode remanié périphérique (2P) que dans le plasmode remanié central (2C), on voit que les îlots plasmodiaux sont rattachés par des tractus à la masse du plasmode non encore envahie par le mésoderme et les vaisseaux. Enfin, en examinant ces parties à un fort grossissement, on voit que les lacunes sanguimaternelles du plasmode primitif (non envahi par le mésoderme) se continuent avec les lacunes sanguimaternelles des îlots de plasmode remanié.

C'est ce que la figure 246 est destinée à mettre en évidence. Elle représente, à un grossissement de 230 fois, les connexions des deux parties sus-indiquées du plasmode ectoplacentaire, à une époque où le remaniement est déjà assez avancé (au 21e ou 22e jour; voir les figures 243, 244 et 245). La moitié supérieure de la figure (en 3, 3) est formée par le plasmode primitif ou non remanié; la moitié inférieure (en 2, 2) par le plasmode remanié. En suivant de haut en bas les détails de cette figure, on trouve : 1° Dans le plasmode non remanié, ou plasmode primitif, de grandes lacunes sanguimaternelles (LP, LP, fig. 246); ce sont les lacunes qui occupent le centre des larges plaques de plasmode primitif représentées dans les figures 243 et 244. Vu la place qu'elles occuperont ultérieurement, lorsque sera bien dessinée la lobulation du placenta, nous les appellerons *grandes lacunes sanguimaternelles périlobulaires*, dénomination qui sera justifiée plus loin. A un niveau inférieur de la figure, en approchant de sa partie moyenne, on voit ces lacunes ou mailles du plasmode devenir graduellement plus petites (*petites lacunes sanguimaternelles périlobulaires*), et on arrive ainsi, avec les lacunes les plus petites, jusqu'à la limite du plasmode non remanié ou plasmode primitif. On voit que cette ligne limite est irrégulière, dentelée, et chacune de ces dentelures fait bien l'effet d'être produite par les morsures que le mésoderme vasculaire fait sur le plasmode primitif en l'entamant graduellement pour pénétrer de plus en plus dans son intérieur et réduire sa masse en le transformant en plasmode remanié. 2° Dans le plasmode remanié (moitié inférieure de la figure 246) on voit de minces canalicules plasmodiaux entourés de mésoderme vasculaire; mais, si tortueux et irréguliers que soient ces canalicules, on voit pour plusieurs d'entre eux qu'ils sont en connexion avec les petites lacunes sanguimaternelles de la périphérie du plasmode non remanié : c'est-à-dire que le sang maternel passe du plasmode

primitif dans la cavité des canalicules du plasmode remanié. Enfin, un peu plus bas sur la figure, on voit que ces canalicules sont en communication d'autre part avec de grandes lacunes sanguimaternelles (LC, fig. 246) situées profondément dans le plasmode remanié, et qui ne sont autre chose que les îlots plasmodiaux représentés dans la couche 2 de la figure 239, îlots un peu modifiés du 19e (fig. 239) au 22e jour (fig. 246), car, pour démontrer les connexions des lacunes sanguimaternelles du plasmode remanié avec celles du plasmode primitif, nous avons dû avoir recours à une préparation d'un stade un peu avancé (fig. 246). Cette démonstration étant faite, nous n'avons plus qu'à nous occuper de la disposition générale, de la topographie de la pénétration réciproque du plasmode remanié et du plasmode primitif, étude pour laquelle la planche XX présente des figures diverses.

L'envahissement du plasmode primitif par le mésoderme vasculaire se fait de bas en haut et de dedans en dehors; mais il se fait aussi, quoique à un moindre degré, de dehors en dedans.

La figure 239 (au 19e jour) nous montre bien cet envahissement de bas en haut, c'est-à-dire en partant de la face inférieure du placenta, et de dedans en dehors, c'est-à-dire en partant de l'espèce de canal central qui représente la jonction de l'allantoïde avec le noyau mésodermique de l'excavation centrale. Sur une coupe parallèle à la surface du disque placentaire, on voit également très bien l'envahissement de dedans en dehors; ainsi la figure 240 est d'un disque placentaire débité en coupes horizontales, et la coupe représentée est celle qui, comme niveau, correspondrait à la ligne 240 de la figure 239. Le centre du placenta y est occupé par un axe mésodermique contenant de gros vaisseaux allantoïdiens. De cet axe mésodermique sont parties des poussées rayonnantes qui pénètrent dans le plasmode en figurant les branches d'une étoile (2C, 2C), et qui, à mesure qu'elles entament le plasmode primitif, le transforment en plasmode remanié. Mais sur cette coupe horizontale on voit de plus, ce dont on ne pouvait se rendre compte sur la figure 239, que de la partie périphérique du mésoderme, qui revêt la face inférieure du placenta, partent des poussées qui pénètrent de dehors en dedans (2P, 2P) et qui semblent aller à la rencontre des précédentes, poussées mésodermiques vasculaires qui, elles aussi, à mesure qu'elles entament le plasmode primitif, le transforment en plasmode remanié. Par suite de ce double travail, le plasmode pri-

mordial est attaqué de tous côtés, et sa masse va graduellement diminuer, au profit de celle du plasmode remanié, et il se fait une pénétration réciproque des deux plasmodes, disposés par grands îlots qui s'enchevêtrent en dessinant des figures assez régulières, rappelant un peu l'aspect de coupes de tiges végétales. Il faut étudier avec soin ces dispositions, car elles sont l'origine et le premier indice de la lobulation particulière, à aspect hépatique, du placenta du cochon d'Inde.

Au 21e ou 22e jour (fig. 242), le plasmode remanié est plus étendu que précédemment, et le plasmode primitif a diminué d'autant. Ces deux formations présentent, sur une coupe verticale (perpendiculaire à la surface du disque placentaire), des prolongements par lesquels elles se pénètrent réciproquement. Il en résulte que les coupes horizontales présentent un aspect différent selon qu'elles passent en plein plasmode remanié, dans lequel pénètrent les prolongements du plasmode primitif, ou en plein plasmode primitif dans lequel pénètrent les extrémités des prolongements du plasmode remanié. Les figures 243 et 244 nous donnent ces dispositions diverses.

La figure 243 est une coupe horizontale faite au niveau marqué par la ligne 243 sur la figure 245; c'est donc une coupe semblable à celle de la figure 240. On voit que les masses de plasmode remanié formées à la périphérie du disque placentaire (2P,2P) ont en divers endroits rejoint les masses de même nature formées dans le sens centrifuge, en partant de l'axe mésodermique vasculaire du placenta (2C,2C). C'est donc le plasmode remanié qui domine sur cette coupe, comme on le conçoit bien en comparant avec la coupe verticale représentée dans la figure 245, et le plasmode primitif se présente sous la forme de grands îlots isolés, entre lesquels cependant sont par places des cordons de ce même plasmode; ce plasmode primitif est donc jusqu'à un certain point continu, quoique paraissant formé au premier abord d'îlots isolés, parce que les cordons qui relient ces îlots sont minces et tortueux.

La figure 244 est une coupe horizontale, comme la précédente, mais faite à un niveau supérieur, au-dessus de l'insertion de la vésicule ombilicale sur la circonférence du disque placentaire, selon la ligne 244 de la figure 245. Elle passe donc en plein plasmode primitif, lequel s'étend jusqu'à la périphérie de la coupe (cette périphérie est revêtue de l'entoderme ectoplacentaire sur les disposi-

tions duquel nous reviendrons plus loin), et dans ce plasmode apparaissent, sous forme d'îlots parfaitement isolés et circonscrits de tous côtés, les prolongements du plasmode remanié.

On voit donc qu'en somme, aussi bien sur la figure 243 que sur la figure 244, c'est-à-dire aussi bien dans la moitié inférieure du disque placentaire, là où domine le plasmode remanié, que dans la moitié inférieure où domine le plasmode primitif, les rapports sont tels que, sur une coupe, le plasmode remanié se présente sous forme d'îlots circonscrits par le plasmode primitif. Ces rapports resteront les mêmes jusqu'à la fin de la gestation. Le plasmode primitif, graduellement réduit comme masse, arrivera à ne plus former que des cloisons interposées aux larges îlots de plasmode remanié ; ces îlots seront alors des lobules placentaires, rappelant, par l'aspect d'une coupe d'ensemble, les lobules hépatiques, et les cloisons de plasmode primitif interposées seront les lacunes sanguimaternelles périlobulaires, rappelant les espaces portes du foie. Nous ne saurions aborder les détails descriptifs de ces parties sans empiéter sur la dernière période de l'évolution de l'ectoplacenta, c'est-à-dire sur sa période d'achèvement ; c'est qu'en effet il reste toujours, chez le cochon d'Inde, une partie du plasmode primitif qui ne subit pas le remaniement, qui n'est pas pénétrée par les vaisseaux fœtaux. Bien déterminer l'étendue et les dispositions de cette partie, qui forme des cloisons interlobulaires, appartient à l'histoire de la période suivante. Nous nous contenterons donc ici d'avoir donné ces premières indications sur la première apparition de la disposition lobulaire, si caractérisée pendant toute la seconde moitié de la gestation.

Tout ce que nous venons de décrire se rapporte à toute l'étendue de l'ectoplacenta excepté à la petite portion centrale qui forme le toit de l'excavation centrale et qui répond à la convexité supérieure du noyau mésodermique. Tandis que toutes les autres parties de l'ectoplacenta augmentent de volume et présentent la transformation graduelle du plasmode primitif en plasmode remanié, cette portion centrale, ou *toit de l'excavation centrale*, reste stationnaire comme dimensions et comme structure. La comparaison des figures 235, 238, 242 montre que ses dimensions n'augmentent pas en proportion avec l'accroissement que présentent les autres parties. L'examen à de plus forts grossissements permet de constater facilement que sa structure ne change pas, c'est-à-dire qu'il n'y a pas réellement

ici de remaniement produit par une pénétration de plus en plus intime du mésoderme et des vaisseaux fœtaux. C'est ce que nous allons voir par la comparaison des figures 233, 237, 239 et 245.

Avec les figures 233 et 237 nous faisons un retour vers la période précédente et nous voyons (fig. 233, 15e jour) que, lors de la délimitation nette de l'excavation centrale, son toit, c'est-à-dire toute la formation plasmodiale située au-dessus du noyau mésodermique (NM), ne diffère pas du reste du plasmode ectoplacentaire. Cependant, déjà sur la figure 237 (17e jour), le toit de l'excavation centrale n'a pas augmenté d'épaisseur, tandis que tout le reste du plasmode ectoplacentaire a puissamment grandi. Du reste, ce toit a alors la même constitution que le reste du plasmode : il présente une couche supérieure, dite couche des cellules géantes, qui ne diffère de la même couche considérée dans les régions périphériques qu'en ce qu'ici une lame d'entoderme ectoplacentaire n'est pas interposée entre elle et la caduque sérotine; au-dessous vient une couche de plasmode réticulé, dont les mailles ou sections des lacunes sanguimaternelles sont seulement remarquables par leur forme plus allongée que dans les autres régions; enfin tout en bas est, comme partout ailleurs à la face inférieure de la formation plasmodiale, une *lame compacte* (*lame compacte* du plasmode) avec ses larges lacunes sanguimaternelles. Cette lame compacte, toujours au 17e jour (fig. 237), se montre, comme partout ailleurs, avec un trajet ondulé, décrivant des saillies à convexité inférieure, dans les intervalles desquelles le mésoderme du noyau mésodermique pousse des prolongements, lesquels pénètrent peu profondément dans le plasmode comme pour en préparer le remaniement en traçant les premières voies pour l'arrivée des vaisseaux fœtaux.

Or cet état, bien caractérisé au 17e jour, reste stationnaire et ne se modifie pas pendant la période de remaniement. Tandis que partout ailleurs les poussées mésodermiques vasculaires mordent de plus en plus sur le plasmode et l'émiettent pour ainsi dire (fig. 239), les poussées de la face supérieure du noyau mésodermique ne pénètrent pas plus avant dans le plasmode qui forme le toit de l'excavation centrale (fig. 239). Elles y pénètrent si peu (19e jour) que leurs adhérences avec le plasmode ne présentent aucune résistance, et que sur presque toutes les pièces on voit le mésoderme se détacher du plasmode (fig. 239), de sorte qu'on

trouve sur les coupes un espace vide entre la lame compacte du toit de l'excavation centrale et le noyau mésodermique correspondant. Le bord supérieur de celui-ci présente alors des saillies dentelées qui correspondent aux intervalles des saillies festonnées de la lame compacte; en effet, les premières sont moulées dans les secondes, d'où elles sont sorties par arrachement, par rétraction due à l'action des réactifs durcissants. Les mêmes dispositions, c'est-à-dire l'absence de tout remaniement dans le plasmode du toit de l'excavation centrale, se retrouvent aux 21e et 22e jours (fig. 245). Seulement, comme alors tout le reste de l'ectoplacenta a puissamment augmenté de volume, notamment dans le sens de l'épaisseur (comparer la figure 245 qui est à un grossissement de 13 fois seulement, avec la figure 239 qui est à un grossissement de 18 fois), tandis que le toit de l'excavation centrale a conservé son épaisseur primitive, ce toit paraît dès lors relativement très mince, et semble, sur une coupe transversale, une simple lame servant de trait d'union entre deux puissantes masses latérales (fig. 245). Mais toujours on distingue dans ce toit plasmodial les trois couches qu'il présentait dès le début, à savoir, en allant de haut en bas, une zone supérieure ou couche des cellules géantes, une zone moyenne ou de plasmode réticulé à mailles ovales allongées, une zone inférieure ou lame compacte. Tel est l'état du toit de l'excavation centrale à la fin de la période de remaniement. Nous verrons que pendant la période d'achèvement cette partie du plasmode ne participe pas non plus à l'évolution progressive du reste de l'ectoplacenta, mais présente, dans sa constitution, une dégénérescence et atrophie particulières et, dans sa configuration générale, un plissement multiple, et par suite une forme singulière qui a fort intrigué les auteurs et amené de leur part les hypothèses les plus singulières relativement à sa signification morphologique.

A propos de ce toit de l'excavation centrale, nous venons de signaler l'accroissement inégal de parties qui, restant stationnaires, tandis que les autres augmentent de volume, semblent diminuer d'étendue, et diminuent en effet d'une manière relative. Une remarque du même genre est à faire pour la partie de la face supérieure du placenta qui confine immédiatement à la périphérie du toit de l'excavation centrale. Aux 21e et 22e jours (fig. 245), les prolongements ou racines plasmodiales, que l'ectoplacenta émet dans la caduque sérotine, semblent s'être tous condensés

dans cette région, et avoir quitté les zones extérieures de la face supérieure, les zones voisines de la circonférence du disque. En effet, à un stade moins avancé, on voyait de ces prolongements jusque tout près de cette circonférence (fig. 235, 238, 239). Il n'est pas impossible que les plus externes de ces racines plasmodiales se soient atrophiées et aient été résorbées, quoique en réalité nous n'ayons trouvé sur nos préparations aucune trace d'un semblable processus. Mais il est bien évident, par la comparaison de nos figures, et en tenant compte des grossissements successivement plus faibles auxquels elles ont été dessinées, à mesure qu'elles appartenaient à des stades plus avancés, il est bien évident qu'un autre mécanisme intervient ici pour produire cette concentration apparente des racines plasmodiales vers le centre du disque placentaire, au voisinage du toit de l'excavation centrale (figure 245). Ce mécanisme est encore celui de l'inégale croissance des parties. Ce ne sont pas les racines plasmodiales qui se concentrent vers le toit de l'excavation centrale et s'éloignent de la circonférence du disque placentaire, c'est cette circonférence qui se porte de plus en plus en dehors, l'accroissement en diamètre du disque placentaire se faisant surtout par l'augmentation de ses parties périphériques, celles qui sont en dehors des racines plasmodiales les plus externes. Quoi qu'il en soit, il se trouve que, vers la fin de la période de remaniement, ces racines plasmodiales n'occupent plus qu'une étroite zone en dehors du toit de l'excavation centrale; c'est par ce toit et par cette zone des racines plasmodiales que le placenta adhère au terrain maternel; sur tout le reste de son étendue il est libre, c'est-à-dire sans connexions avec la caduque.

Pour achever l'histoire de la période de remaniement, nous devons, après cette longue étude du plasmode, voir ce que sont devenues pendant ce temps diverses formations secondaires ou annexes, comme l'*entoderme ectoplacentaire*, la paroi de la *vésicule ombilicale*, la *caduque réfléchie*, et voir enfin, en peu de mots, ce qu'est devenue l'*embryon* lui-même.

L'*entoderme ectoplacentaire* (IE, fig. 239, 241 et 244) développe graduellement de légères saillies en forme de courtes villosités. Ces villosités ne sont pas vasculaires; à part la région tout inférieure, au niveau du bord du disque placentaire (au-dessous de A dans la fig. 241) où ces villosités reposent sur un court prolongement mésodermique, partout ailleurs l'entoderme ectoplacentaire repose direc-

tement sur les couches les plus extérieures du plasmode, sans interposition d'aucune cuticule nettement délimitée, mais seulement d'un peu de substance amorphe non colorée par les réactifs.

La *vésicule ombilicale,* réduite, depuis les phases les plus primitives du développement de l'œuf, à sa partie proximale, présente si peu de phénomènes intéressants que nous n'y avons plus fait allusion depuis le moment où, sur l'œuf à l'état de cylindre, nous avons décrit l'ascension du mésoderme le long de l'entoderme proximal et son arrivée jusqu'à la calotte ectoplacentaire. Cependant l'aire vasculaire (ramifications des vaisseaux omphalo-mésentériques) s'est développée entre l'entoderme proximal et son mésoderme. Sur les figures 223, 235, 236 nous avons montré l'extension graduelle de cette aire vasculaire se traduisant par l'ascension du sinus terminal (ST) vers le placenta, sans qu'il soit nécessaire de nous livrer ici à de longues explications pour montrer que toutes ces dispositions, paradoxales en apparence, sont bien conformes à l'homologie qui existe entre les œufs à inversion et les œufs non inversés; ce que nous avons dit à propos du type rat-souris suffit à cet égard, puisque les dispositions y sont les mêmes que chez le cochon d'Inde, sauf l'existence de l'hémisphère distal de la vésicule ombilicale. Au 19e jour, ce sinus terminal (ST, fig. 238) est arrivé presque tout contre la circonférence du disque placentaire (voir les détails de la fig. 241). Ainsi chez le cochon d'Inde les vaisseaux omphalo mésentériques arrivent jusqu'au contact du placenta, où se distribuent les vaisseaux allantoïdiens, tandis que chez le lapin, le rat, la souris, ces deux grands systèmes vasculaires restent toujours à une certaine distance l'un de l'autre. La figure 241 précise bien ces rapports de contiguité entre le système omphalo-mésentérique et le système allantoïdien, puisque on y voit les vaisseaux les plus élevés de l'ensemble du sinus terminal (ce sinus étant représenté ici, comme chez la souris, par un réseau plexiforme) arriver jusqu'à la région où le mésoderme de la vésicule ombilicale se continue avec le mésoderme de la face inférieure de l'ectoplacenta (au niveau de l'angle S de la fig. 241). Cependant, il ne paraît pas y avoir, du moins à cette époque (19e et 21e jour, fig. 241 et 245), d'anastomoses entre le système de la circulation allantoïdienne et celui de la circulation de la vésicule ombilicale. Il ne paraît pas non plus s'en établir plus tard. Mais les dispositions sont telles chez le cochon d'Inde, que de pareilles anastomoses n'ont

rien d'invraisemblable, et, d'après ce que nous montre l'embryologie comparée des trois ou quatre rongeurs qui seuls nous fournissent des matériaux suffisants d'étude, nous voyons des dispositions, à peine indiquées chez l'un, prendre chez l'autre un développement si exagéré qu'il n'y aurait rien de surprenant à ce qu'un jour ces études étendues à d'autres types vinssent nous montrer un ectoplacenta remanié mi-partie par l'arrivée des vaisseaux allantoïdiens, mi-partie par celle des vaisseaux omphalo-mésentériques de la vésicule ombilicale.

La *caduque réfléchie* continue, pendant la période de remaniement, à subir le travail d'atrophie et de résorption qui avait déjà commencé à se produire dès le 13e jour (fig. 218) et qui était si accentué aux 14e jour et 17e jours (fig. 223, 236). Elle ne forme plus aux 19e et 21e jours (fig. 238, 242) qu'une membrane relativement peu épaisse qui double en dehors la paroi de la vésicule ombilicale, et se trouve en contact direct avec l'entoderme proximal. Il est évident qu'ici cet entoderme prend une part active à la résorption de la caduque réfléchie : les rapports de cet entoderme avec cette caduque sont les mêmes que ceux de l'entoderme de la vésicule ombilicale du poulet avec le jaune de l'œuf; les matériaux de la caduque sont donc probablement assimilés par la vésicule ombilicale et servent à la nutrition du fœtus, comme la provision vitelline chez l'oiseau est assimilée et sert à la nutrition de l'embryon. Ce n'est pas, nous le verrons, et nous l'avons du reste déjà dit à propos de la souris, une raison suffisante pour faire de cette caduque réfléchie la source d'un prétendu lait utérin, à moins de n'attribuer à cette expression de lait utérin d'autre valeur que celle d'une homologie extrêmement lointaine [1].

1. Giovanni Paladino (*Des premiers rapports entre l'embryon et l'utérus chez quelques mammifères*, *Arch. ital. de Biologie*, 1890, t. XIII, p. 59) a bien insisté sur ce rôle nutritif de la caduque : « Mes études, dit-il, m'autorisent à regarder la caduque, d'une part, comme étant une formation de structure non uniforme et, d'autre part, comme ayant toujours une bien plus haute signification que celle d'enveloppe protectrice de l'embryon. En effet, dès le principe, elle doit *suppléer au manque* du vitellus nutritif dans l'œuf des mammifères.... Ce n'est pas seulement avec la formation de l'organe placentaire que les parois utérines arrivent à utiliser les matériaux maternels au profit de l'embryon; elles commencent, au contraire, dès le principe, avec la formation de la caduque, laquelle acquiert, en conséquence, une importance physiologique de premier ordre, puisqu'elle sert, outre ses autres fonctions, à préparer la première nutrition du fœtus.... Il y en a eu cependant, par le passé, qui outre la fonction mécanique de renfermer l'œuf et de l'attacher aux parois utérines, lui ont aussi attribué celle de favoriser le processus nutritif de l'œuf dans les premiers moments où il arrive dans l'utérus, et avant que les rapports placentaires s'établissent entre eux. Breschet, par

Le *corps de l'embryon*, que nous avons laissé aux 15e et 17e jours (fig. 235 et 236), alors que d'une part il émettait l'allantoïde par laquelle il allait se mettre en connexion avec le placenta, et que, d'autre part, sa cavité intestinale se circonscrivait, ne restant plus attachée à la vésicule ombilicale que par le canal omphalo-mésentérique (fig. 236), dispositions déjà toutes longuement étudiées chez la souris, le corps de l'embryon se développe rapidement pendant la période de remaniement de l'ectoplacenta. Par suite de l'allongement du pédicule de la vésicule ombilicale, il remonte dans la cavité de l'œuf (cavité pleuro-péritonéale ou cœlome externe, PP, fig. 238) et se trouve ainsi suspendu par un double cordon, dont l'un le rattache en haut au placenta (CP, fig. 238), et l'autre le rattache en bas à la paroi de la vésicule ombilicale (COM, fig. 238). Nous avons déjà vu une disposition semblable chez le rat et la souris (fig. 192, planche XVII), mais bien moins accusée que chez le cochon d'Inde. Chez celui-ci rien n'est plus frappant que cette singulière situation, du fœtus sur la partie moyenne d'un large cordon qui va du placenta au point diamétralement opposé de l'œuf. Dans cette situation, le fœtus est enveloppé de son ammios (AM, fig. 238), qui ne revêt qu'une très faible partie, la portion originelle ou fœtale, des cordons en question. Le reste de ces cordons est à nu, sans gaine amniotique, dans le cœlome externe.

Il est facile de comprendre que ces dispositions doivent recevoir l'interprétation suivante : au niveau de l'ombilic du fœtus il n'y a qu'un seul cordon ombilical, semblable au cordon ombilical de tous les autres mammifères, et renfermant, comme toujours, d'une part les vaisseaux allantoïdiens ou ombilicaux, d'autre part le canal et les vaisseaux omphalo-mésentériques; mais à une courte distance de l'ombilic ces vaisseaux se séparent, et le cordon ombilical se bifurque; les vaisseaux allantoïdiens ou ombilicaux vont en haut, vers le placenta, compris dans une enveloppe mésodermique qui

exemple, il y a un demi-siècle (*Études anat., physiol. et pathol. sur l'œuf, Mémoires de l'Acad. de Médecine*, t. II, 1833), vit le problème; il nota que les physiologistes ont toujours parlé de nutrition du fœtus quand le placenta est déjà développé, mais il se demanda aussi comment a lieu la nutrition de l'œuf lorsque le placenta n'est pas encore formé. Malheureusement la réponse ne correspondit pas à la clarté de la demande. Elle fut non seulement vague mais erronée, en rapport du reste avec le concept vague et erroné de la caduque, qui, pour Breschet comme pour Hunter, était un produit d'exsudation de la muqueuse utérine. » Malheureusement, dans la suite de son mémoire, Paladino, en parlant de caduque, fait surtout allusion à la formation ectoplacentaire, qu'il considère comme d'origine utérine, ainsi que nous le verrons dans l'historique du placenta du cochon d'Inde.

forme ce qu'on peut appeler le *cordon des vaisseaux placentaires*; les vaisseaux omphalo-mésentériques vont en bas, et, avec les restes du canal omphalo-mésentérique et le mésoderme qui les enveloppe, forment ce qu'on peut appeler le *cordon des vaisseaux omphalo-mésentériques.*

Mais à mesure que le volume de l'embryon augmente et que son amnios se dilate, celui-ci arrive graduellement à revêtir une plus grande étendue aussi bien du cordon placentaire que du cordon omphalo-mésentérique. Notamment pour le cordon placentaire, nous trouvons l'amnios arrivant tout près de son extrémité (fig. 245, en A*m*), et nous le verrons plus tard arriver jusqu'au placenta même et revêtir une certaine étendue de sa face inférieure.

Pour résumer la période de remaniement de l'ectoplacenta nous pouvons laisser de côté tout ce qui est relatif à l'embryon, à la vésicule ombilicale, à la caduque réfléchie, car ces parties se comportent chez le cochon d'Inde de même que chez le rat et la souris. Restent donc l'ectoplacenta lui-même et le revêtement entodermique de sa face supérieure; pendant la période de remaniement, cet entoderme ectoplacentaire pousse de courtes villosités non vasculaires et sans importance ultérieure. Quant à l'ectoplacenta, c'est-à-dire à sa masse plasmodiale, il est remanié par l'arrivée des vaisseaux qui de l'allantoïde pénètrent dans le mésoderme ectoplacentaire, et avec celui-ci dans le plasmode. Ce remaniement se fait en progressant de haut en bas, de dedans en dehors, et de dehors en dedans; le plasmode remanié et le plasmode primitif se pénètrent réciproquement, mais la disposition générale est telle que sur les coupes horizontales les îlots de plasmode remanié sont entourés de plasmode primitif, et cette disposition est le premier indice d'une lobulation où les restes du plasmode primitif formeront des cloisons interlobulaires. Le plasmode remanié est formé d'une masse de mésoderme vasculaire dans laquelle sont épars des fragments de plasmode; ces fragments sont des canalicules sanguimaternels homologues des formations de même nom décrites chez le lapin (colonnes ectoplacentaires et canalicules du lapin); seulement ces canalicules ont chez le cochon d'Inde un trajet tortueux. Les coupes horizontales seules permettent (fig. 246) de bien voir que leurs lumières restent en communication avec les mailles du plasmode primitif, c'est-à-dire que le sang maternel circule dans toutes les portions du plasmode, aussi bien dans le remanié que

dans celui qui est resté à l'état primitif. Tandis que l'invasion des vaisseaux fœtaux se fait dans toutes les parties périphériques du plasmode, une seule et étroite région échappe à ce remaniement; c'est le *toit de l'excavation centrale*, formant une lame plasmodiale plissée, qui ne s'accroît pas parallèlement au reste du placenta, et par suite apparaît de plus en plus mince relativement aux portions voisines. Par un phénomène semblable de croissance inégale des diverses parties, on voit se concentrer, vers la périphérie de ce toit de l'excavation centrale, les prolongements du plasmode dans le tissu de la caduque sérotine, ou racines du plasmode.

Explication des planches III, IV et V.

PLANCHE III.

Fig. 206. — Coupe longitudinale axiale d'un renflement utérin du cochon d'Inde au 9e jour. — Grossissement de 6 à 7 fois. — MM, bord mésométrique de la corne utérine; — *mc*, musculature circulaire; *ml*, musculature longitudinale; — CV, cavité de la corne utérine; — O, l'œuf cylindrique contenu dans la cavité de la caduque réfléchie (comparez avec la fig. 86, pl. VII, qui représente les dispositions correspondantes chez le type rat-souris).

Fig. 207. — Coupe de l'œuf-cylindre aux 8e et 9e jours. Grossissement de 30 fois. — CAM, cavité de la sphère amniotique; — CEP, cavité en forme d'étroite fente, de la calotte ectoplacentaire; — PP, cavité pleuro-péritonéale ou cœlome externe; — *ip*, entoderme proximal, qui seul forme les parois de cette cavité.

Fig. 208. — Éléments des couches les plus centrales de la caduque réfléchie, à un grossissement de 300 fois; — *cc*, parois de capillaires sanguins; — CD, cellules de la caduque.

Fig. 209. — Extrémité supérieure, adhérente, de l'œuf-cylindre (calotte ectoplacentaire). Grossissement de 120 fois. — CD, la caduque dans laquelle est encore un reste du canal faisant communiquer sa cavité avec celle de la corne utérine (CV) en voie d'oblitération; — *ip*, entoderme proximal; — *b*, point où s'arrête brusquement cet entoderme proximal; — LI, lame interne, et LE, lame externe de la calotte ectoplacentaire; — CEP, cavité ectoplacentaire, ou fente ectoplacentaire située entre les deux lames précédentes, — *a*, bord de la calotte, c'est-à-dire région où la lame ectoplacentaire externe se replie pour se continuer avec la lame interne.

Fig. 210. — Extrémité inférieure ou libre de l'œuf-cylindre; grossissement de 120 fois; — *ip*, entoderme proximal; — CAM, cavité amniotique; — LM, sa lame embryonnaire ou médullaire.

Fig. 211. — Mêmes parties que dans la fig. 209. Seulement la calotte ectoplacentaire est moins haute, moins profonde, et on ne voit pas de communication entre la cavité de la caduque et celle de la corne utérine; — mêmes lettres que pour la figure 210.

Fig. 212. — Calotte ectoplacentaire au 11e jour; grossissement de 120 fois; — CEP, cavité ectoplacentaire; — 1, 2, 3, bourgeons de la lame ectoplacentaire interne saillants dans cette cavité; — les autres lettres comme dans les figures précédentes.

Fig. 213. — Ensemble de l'œuf, de la caduque réfléchie et de l'utérus au 12e jour. — Grossissement de 7 fois. — O, l'œuf-cylindrique; — CD, cavité de la caduque réfléchie; — CV, cavité utérine; — MM, mésomètre.

Fig. 214. — L'œuf-cylindre de la figure précédente, à un grossissement de 30 fois. — CAM et LM, la cavité amniotique et les lames médullaires comme dans la figure 210; — *ms*, le mésoderme qui fait son apparition entre la lame embryonnaire et l'entoderme du bout libre de l'œuf, et qui s'étend ensuite vers la partie moyenne de l'œuf-cylindre (vers PP) en doublant la face interne de l'entoderme. En haut la calotte ectoplacentaire, dont la fente est encore libre sur les côtés (en CEP), tandis qu'en haut, à la base de la calotte, elle est envahie par la formation plasmodiale émanée de la lame ectoplacentaire interne; — en 2, mailles de cette formation plasmodiale; — en 3, poussée qu'elle émet dans le tissu de la caduque; — *b*, limite de l'entoderme.

Fig. 215. — Une portion de la calotte ectoplacentaire au 12e jour; grossissement de 220 fois. — IP, entoderme ectoplacentaire; — LI, lame ectoplacentaire interne; — LE, lame ectoplacentaire externe; — 2, 3, divers états des travées plasmodiales émanées de la lame interne, et formant un plasmode réticulé dans la cavité de l'ectoplacenta; — P, mailles de ce réseau.

Fig. 216. — La cavité amniotique et les feuillets attenants au 12e jour; grossissement de 220 fois — AM, amnios proprement dit; — 2, sa lame mésodermique; — LM, lame médullaire de l'embryon; — *a*, sa limite latérale; — 1, 2, 3, les diverses portions du mésoderme: — IN, entoderme de la région embryonnaire; — *ip*, entoderme de la région moyenne de l'œuf-cylindre (entoderme extra-embryonnaire).

Fig. 217. — Une portion de la calotte ectoplacentaire au 12e jour; grossissement de 220 fois. — CD, caduque; — PV, poussées que le plasmode émet dans la caduque, en refoulant et perforant l'entoderme (en 2); — les autres lettres comme pour la figure 215.

Fig. 218. — Coupe longitudinale d'une corne utérine au niveau d'un renflement au 13e jour. Grossissement de 6 fois. — On voit en bas la cavité utérine s'insinuer entre la caduque sérotine et la partie correspondante de la muqueuse utérine, pour aboutir à détacher la caduque de la région dans laquelle elle a pris naissance (voy. fig. 223, planche suivante).

Fig. 219. — Coupe longitudinale de l'œuf-cylindre au 13e jour (voir la figure 218). — Grossissement de 27 fois. — GM, gouttière médullaire; — AM, amnios formé d'une double lame (voir fig. 222); — PP, cavité pleuro-péritonéale; — *ms*, mésoderme; — *c*, son extrémité libre montant à la surface interne de la calotte ectoplacentaire; — *a*, bord de l'ouverture de cette calotte, interposé entre l'entoderme et le mésoderme ectoplacentaires; — — P, P, mailles ou lacunes sanguimaternelles du plasmode développé dans le fond de la calotte ectoplacentaire; — PV, PV, prolongements ou racines que ce plasmode pousse dans le tissu de la caduque.

Fig. 220. — Le plasmode de la base ou fond de la calotte ectoplacentaire au 13e jour; grossissement de 230 fois. — Lettres comme dans les figures 215 et 217.

Fig. 221. — Les parties latérales de la calotte ectoplacentaire au 13e jour; grossissement de 140 fois; — CEP, fente ectoplacentaire encore libre et continue; — *a*, bord ou lèvre de l'orifice de la calotte; — 2, bourgeons de la lame ectoplacentaire interne.

Fig. 222. — Une portion des lames médullaires (et de leurs parties attenantes) de la figure 219, à un grossissement de 140 fois. — AM, amnios, avec son feuillet ectodermique (*e*), et son feuillet mésodermique (*m*); — *ms*, mésoderme extra-embryonnaire; — *ip*, entoderme; — à l'extrémité gauche de la figure on voit l'indication de la corde dorsale.

Planche IV.

Fig. 223. — Coupe longitudinale (axiale) d'un renflement utérin de cochon d'Inde au 14e jour. — Grossissement de 6 fois 1/2.

MM, bord mésométrique; — CV, cavité utérine; — *x*, reste d'adhérence entre la caduque réfléchie (CD) et la muqueuse anti-mésométrique; — AM, amnios; — *Al*, bourgeon allantoïdien; — *ms*, mésoderme de la région moyenne de l'œuf; — MS, mésoderme ectoplacentaire; — *a*, *a*, bords du disque ectoplacentaire; — *b*, *b*, bords de l'*excavation centrale* de l'ectoplacenta; — PV, prolongement du plasmode ectoplacentaire dans le tissu de la caduque sérotine. — ST, région du sinus terminal.

Fig. 224. — Le bourgeon allantoïdien de la figure précédente repris à un grossissement de 40 fois. Coupe oblique de la région postérieure du corps de l'embryon. — CAM, cavité de l'amnios; — PV, prévertèbre; — IP, intestin postérieur; — *Al*, bourgeon allantoïdien.

Fig. 225. — Zone moyenne du plasmode ectoplacentaire au 14e jour, grossissement de 230 fois; - L, L, mailles du plasmode ou lacunes sanguimaternelles circonscrites par des travées de protoplasma semé de noyaux.

Fig. 226. — Coupe d'ensemble du plasmode ectoplacentaire au 14e jour; grossissement de 130 fois. — La pièce ne pouvant trouver place en entier, il y a une interruption entre les points 1 et 2; — IP, entoderme de la région moyenne de l'œuf, devenant entoderme ectoplacentaire en IE; — PV, prolongements plasmodiaux qui plongent dans le tissu de la caduque sérotine et qui sont les homologues de la formation plasmodiale endovasculaire des autres rongeurs; — *ms*, mésoderme; — NM, premières indications du noyau mésodermique ectoplacentaire; — LC, lame compacte du plasmode; — PR, plasmode réticulé; — 3, 3, région où la couche des cellules géantes n'est pas séparée du tissu de la caduque par l'entoderme ectoplacentaire.

Fig. 227. — Toute l'épaisseur des bords du disque ectoplacentaire au 14e jour (la région 1 de la figure précédente); un grossissement de 230 fois. — IE, entoderme ectoplacentaire; — *ms*, mésoderme; — LC, couche ou lame compacte du plasmode; — G, cellules géantes ectodermiques; — LM, lacunes sanguimaternelles.

Fig. 228. — Portion profonde d'un prolongement du plasmode ectoplacentaire dans la caduque sérotine. Grossissement de 240 fois. — CC, lacunes plasmodiales sanguimaternelles; — *cc*, capillaire maternel au milieu des éléments de la caduque; — PV, prolongements

terminaux du plasmode; — 1, 2, divers amas de noyaux du plasmode; — CD, cellules de la caduque.

Fig. 229. — Deux éléments de la couche des cellules géantes au 14e jour.

Fig. 230. — Zone supérieure ou externe du plasmode au 15e jour. Grossissement de 230 fois. — IE, entoderme ectoplacentaire; — G, G, cellules géantes; — LG, lacunes sanguimaternelles de la couche des cellules géantes.

Fig. 231. — Zone inférieure ou lame compacte du plasmode, au 15e jour. Grossissement de 230 fois. — *ms*, mésoderme formé de deux rangs de cellules; — LC, lame compacte; — CL, lacunes sanguimaternelles de la lame compacte.

Fig. 232. — Zone moyenne du plasmode au 15e jour. Grossissement de 230 fois. — LM, lacunes sanguimaternelles intermédiaires.

Fig. 233. — Coupe d'ensemble du plasmode ectoplacentaire au 15e jour; grossissement de 34 fois. — 1, 2, parties périphériques du mésoderme; — NM, partie centrale de ce mésoderme, formant le noyau mésodermique qui remplit l'excavation centrale de l'ectoplacenta; — IE, entoderme ectoplacentaire; — CD, caduque sérotine

Fig. 234. — Éléments du noyau mésodermique de l'excavation centrale (NM de la figure précédente) à un grossissement de 240 fois.

Fig. 235. — Coupe totale, longitudinale, d'un renflement utérin au 15e jour; grossissement de 6 fois. — Lettres comme pour la figure 223; — EC, excavation centrale occupée par le noyau mésodermique.

Fig. 236. — Coupe totale, transversale, d'un renflement utérin au 17e jour; grossissement de 5 fois. — Mêmes lettres; — COM, canal omphalo-mésentérique.

Fig. 237. — La partie centrale de l'ectoplacenta, avec son noyau mésodermique, au 17 jour. Grossissement de 40 fois. — LC, lame compacte; — PR, portion moyenne du plasmode ou plasmode finement réticulé (lacunes sanguimaternelles intermédiaires); — IE, entoderme ectoplacentaire; — 3. région où la couche des cellules géantes n'est pas séparée de la caduque par l'entoderme ectoplacentaire; — T, toit de l'excavation centrale.

Planche V.

Fig. 238. — Coupe transversale totale d'un renflement utérin au 19e jour; grossissement de 6 fois. — CD, la caduque réfléchie; — CV, la cavité de l'utérus, en dehors de la caduque réfléchie; — COM, le cordon des vaisseaux omphalo-mésentériques; — CP, le cordon des vaisseaux placentaires; l'un et l'autre de ces cordons n'est revêtu d'amnios (AM) que tout à son origine, au niveau du corps de l'embryon; le reste traverse le cœlome externe (PP); — ST, sinus terminal; — VO, vésicule ombilicale (paroi proximale); — 1, 2, 3, les trois couches qu'on distingue de bas en haut à l'ectoplacenta (voir figure 239).

Fig. 239. — Une moitié d'une coupe, semblable à la précédente, présentant les formations ectoplacentaires à un grossissement de 18 à 20 fois. — CP, le cordon des vaisseaux placentaires; — NM, noyau mésodermique de l'excavation centrale de l'ectoplacenta; — T, lame plasmodiale qui forme le toit de l'excavation centrale; — PV, prolongements du plasmode dans la caduque sérotine; — IE, entoderme ectoplacentaire; — ST, sinus terminal, dans les parois de la vésicule ombilicale (VO); — 240, ligne indiquant le niveau de la coupe représentée dans la figure 240; — 1, 2, 3, les trois couches qui forment à ce moment l'ectoplacenta, à savoir : de bas en haut, la couche de mésoderme pur (1), la couche de plasmode remanié (2), et la couche de plasmode non remanié ou plasmode primitif (3).

Fig. 240. — Coupe horizontale (parallèle à la surface du disque placentaire) selon la ligne 240 de la figure 239. Grossissement de 18 à 20 fois. — 1, revêtement mésodermique de la face inférieure du placenta (voir figure 239 en 1); — 2P, 2P, poussées mésodermiques pénétrant de dedans en dehors et donnant naissance aux masses externes de plasmode remanié; — 2C, 2C, poussées mésodermiques partant de l'axe mésodermique central et pénétrant le plasmode de dedans en dehors pour former les masses internes de plasmode remanié; — 3, masses restées à l'état de plasmode primitif.

Fig. 241. — Le bord (circonférence) de l'ectoplacenta (de la figure 239) au 19e jour, pour montrer, à un grossissement de 230 fois, comment la vésicule ombilicale (feuillet proximal) vient s'attacher au placenta. — L, lacunes sanguimaternelles du plasmode non remanié; — MS, mésoderme de la face inférieure du placenta (la couche 1 des figures 239 et 240); — *ms*, mésoderme de la vésicule ombilicale; — S, point d'union de ces deux couches mésodermiques; — de ce point le mésoderme s'insinue, mais à une faible distance (jusqu'en A) entre le plasmode et l'entoderme ectoplacentaire IE; — IP, entoderme de la vésicule ombilicale (entoderme proximal); — ST, vaisseaux du sinus terminal.

Fig. 242. — Coupe totale, transversale (perpendiculaire à l'axe de la corne utérine) d'un renflement de gestation au 21e ou 22e jour. Grossissement de 3 fois. — Lettres comme pour la figure 238.

Fig. 243. — Coupe horizontale (parallèle à la surface du disque placentaire) selon la ligne 243 de la figure 245. Grossissement de 13 fois (Comparer avec la figure 240). — 22e jour de la gestation. — Lettres comme dans la figure 240.

Fig. 244. — Autre coupe horizontale du même placenta. mais plus près de sa face supérieure, selon la ligne 244 de la figure 245. — Grossissement de 13 fois. — IE, entoderme ectoplacentaire formant de courtes saillies villeuses. Immédiatement au-dessous de cet entoderme est le plasmode primitif représenté d'abord par la couche des cellules géantes (G), avec les grandes lacunes correspondantes, puis par la masse réticulée du plasmode.

Fig. 245. — Coupe verticale (perpendiculairement à l'axe du disque) et médiane d'un ectoplacenta au 21 ou 22e jour. (Voir la figure 242 pour les dispositions d'ensemble). — Grossissement de 13 fois. — CP, cordon (des vaisseaux allantoïdiens ou ombilicaux); — A*m*, amnios; — T, toit de l'excavation centrale du placenta; — NM, noyau mésodermique; — PV, PV, racines plasmodiales concentrées à la périphérie du toit de l'excavation centrale.

Fig. 246. — Étude, à un grossissement de 130 fois, sur une coupe horizontale du placenta, des rapports entre le plasmode primitif (3, 3,) et le plasmode remanié (2, 2.); — LP, LP, les grandes lacunes périlobulaires du plasmode primitif; — LC, grande lacune sanguimaternelle centrale du plasmode remanié; — M, partie formée uniquement de mésoderme et de vaisseaux allantoïdiens, c'est-à-dire fragment de l'axe mésodermique du placenta, axe dont on voit l'ensemble sur la partie centrale des figures 240, 243, 244.

CONTRIBUTION

A

L'HISTOIRE DES CYAMES

Par Georges POUCHET

(*Planches VI à VIII*).

Nous avions comme matériaux des Cyames de la Mégaptère (C. Boopis Lütken) et des Cyames du Cachalot (C. Physeteris

1. Voy. Pouchet, *Sur un nouveau Cyamus, parasite du Cachalot* (C. R. de l'Ac. des Sciences, 28 oct. 1888). Ce Cyame indiqué par les auteurs, vainement cherché par M. Lütken (voy. l'Historique), est-il le seul qu'on puisse rencontrer sur le Cachalot et ne se rencontre-t-il que sur ce grand Cétodonte? Je dois en effet à M. F.-A. Chaves, l'infatigable zoologiste de Ponta Delgada, un Cyame qui aurait été rencontré sur le Cachalot et qui n'est pas le C. Physeteris. Ce Cyame aurait été trouvé une première fois par le capitaine Santos, commandant l'*Adélaïde*, sur un Cachalot pêché au nord de Florès. M. Van Beneden auquel il fut communiqué pensa qu'il devait provenir d'un Globiceps. M. Chaves, avec plus d'apparence de raison, tend à le rapprocher du Cyame de la Mégaptère. Il fait remarquer toutefois que le capitaine Santos n'avait point pêché de Mégaptères au cours de sa campagne et qu'à l'époque où il tenait la mer, les Mégaptères devaient être déjà plus au sud par le travers des îles du Cap Vert. En examinant les individus, au nombre de 8, qu'a bien voulu me communiquer M. Chaves, on voit aussitôt que s'ils ont les dimensions du C. Globicipitis, ils ne sauraient être confondus avec lui, tandis qu'au contraire, bien que plus petits que le Cyame de la Mégaptère, ils offrent avec lui de nombreux points de ressemblance. Toutefois la différence de taille est très marquée. Le plus grand mâle que je trouve mesure de l'extrémité du rostre au bord postérieur du dernier anneau 6,5 millimètres. Une femelle avec poche incubatrice complètement formée, 5 millimètres seulement (nous avions de part et d'autre des femelles avec les valves incubatrices pleines d'œufs). Mais, sauf cette différence de taille, il est très difficile d'établir une caractéristique. Les différences sont de celles qui selon une expression chère à de Blainville ne peuvent s'exprimer que par le dessin. La question se pose dès lors de savoir s'il convient de faire une espèce avec des animaux dont la diagnose ne saurait trouver sa formule suffisante, la différence de taille n'étant jamais un caractère assez absolu pour servir de base à une distinction spécifique. Nous aurions donc devant nous une variété du Cyame de la Mégaptère, variété vivant sur le Cachalot. Il est bien peu probable en effet que MM. Santos et Chaves se soient trouvés en présence d'un fait accidentel, d'une colonie de Cyames de la Mégaptère transportée sur un Cachalot et y ayant subi une sorte de dégénérescence. Il est plus probable que le fait, bien qu'étant rare, est plus général, et que nous avons bien là un second parasite du Cachalot tout voisin de celui de la Mégaptère sans que nous soyons d'ailleurs en mesure d'établir entre les deux variétés un lien

Pouchet)[1] recueillis par nous-même sur ces deux espèces de Cétacés en Laponie et aux Açores, et en outre des Cyames du Globiceps (C. Globicipitis Lütken).

Le Cyame du Cachalot (fig. 1 et 2)[2] se distingue très nettement, comme nous l'avons indiqué ailleurs, des autres Cyames par ses branchies courtes et disposées en bouquet. Ces branchies sont au nombre d'une douzaine de chaque côté et à chaque anneau (2e et 3e libres), leur longueur n'excédant pas le diamètre antéro-postérieur des anneaux. Elles sont inégales dans chaque bouquet (voy. fig. 8)[3].

Les grandes pattes sont moins volumineuses et moins robustes que chez le Cyame de la Mégaptère; par contre, elles sont plus longues, de sorte que la silhouette des individus des deux espèces diffère assez sensiblement. Le corps dans son ensemble est plus allongé, plus découpé que chez le Cyame de la Mégaptère. En outre les 5e et 6e anneaux, au lieu d'être de la même largeur que les 3e et 4e, présentent des expansions latérales plus importantes et par suite la largeur maximum du corps se trouve reportée à un niveau plus postérieur.

La grande antenne chez le Cyame du Cachalot est beaucoup plus courte que chez le Cyame de la Mégaptère. Elle présente 5 articles, le 5e avec un bouquet de poils terminal. Le 1er article est à peine distinct du second [4].

On peut encore noter la disposition spéciale de la pince de la patte jugulaire qui nous offre ici une variation tout à fait inat-

généalogique; il y a autant de raison pour regarder l'une comme souche, que l'autre. Dans l'impossibilité de formuler une distinction spécifique nette, nous proposerons de désigner simplement ce second Cyame parasite du Cachalot, sous le nom de Cyamus Boopis var. Physeteris.

1. Je les dois à M. F.-A. Chaves qui m'écrivait le 22 oct. 1890 : « Le capitaine du « navire baleinier *Adélaïde*, M. Santos, vient d'arriver à San Miguel ayant capturé des « Globicephalus melas sur lesquels il a pris des Cyames que je vous envoie ».

2. Nous avons figuré un individu ♂ et un individu ♀ vus tous deux par la face ventrale. Nos deux figures sont faites d'après des photographies de façon à reproduire exactement les proportions des parties. La gravure est la reproduction exacte des photographies sans qu'on ait même tenu à compléter les régions manquant par accident.

3. Le Cyame du Globiceps ♂ a deux branchies de chaque côté, à chaque anneau. L'une occupe la position ordinaire, l'autre s'insère plus en dedans et paraît pendant la vie rester couchée transversalement sous le ventre de l'animal. Nous avons représenté cette disposition (fig. 15). La branchie externe beaucoup moins longue que chez C. Boopis est portée sur une sorte d'article moins large qu'elle, en avant d'un appendice lancéolé. C'est en dedans de l'un et de l'autre que s'insère la seconde branchie ou branchie interne. La ♀ ne présente rien de semblable.

4. Le C. du Globiceps présente une antenne dont l'anneau médian est volumineux, en forme de massue.

tendue. Nous trouvons d'abord chez un mâle l'avant-dernier article, en face du crochet, muni d'une double tubérosité saillante (fig. 3), peut-être en rapport avec la disposition plus délicate des branchies dans l'espèce. Cette double tubérosité est beaucoup moins accusée chez la femelle (fig. 4); elle peut même faire place à une disposition différente que nous trouvons chez une autre femelle et que nous avons reproduite dans nos figures 5 et 6 qui montrent cet article de face et de profil. Il y a là comme on voit une variation assez grande de l'article terminal sans que nous puissions en donner la raison. Elle atteint un degré que l'on a parfois jugé suffisant pour établir des espèces distinctes dans d'autres genres d'animaux [1].

Quant aux traits fondamentaux de l'organisme, ils n'offrent pas de différence importante avec C. Boopis, non plus qu'avec C. Globicipitis.

Bouche. — Nous avons insisté ailleurs [2] sur la façon dont il convient de considérer la bouche des Cyames et comment en donnant à la pièce qui suit immédiatement les mandibules une signification parallèle à celle des paragnathes des Décapodes, on retrouvait chez les Cyames le même nombre de métamères thoraciques que chez les Décapodes, avec les organes génitaux mâles et femelles sur les Xe et XIIe segments thoraciques du corps ainsi envisagé.

La bouche (fig. 7) constitue un rostre ou mamelon saillant, demi-sphérique, un peu ovale, à la face inférieure de la tête, au lieu de prolonger celle-ci. C'est la lèvre supérieure en forme de lame recourbée en bas qui limite en réalité à la fois la masse buccale et la tête en avant, presque au niveau des petites antennes. L'orifice œsophagien se trouve comme toujours entre les mandibules, dont la denture est placée de champ au-dessous de l'épistome. La mandibule présente une double rangée de dents; la première rangée en comprend 5, 3 petites et 2 grandes; une dent moyenne un peu en retrait occupe l'intervalle des deux rangées; la seconde rangée comprend 4 dents.

Au-dessous des mandibules sont les appendices qu'on peut, dans les vues que nous indiquons plus haut, considérer comme homo-

1. Le C. du Globiceps présente une particularité de la patte jugulaire que n'offrent pas les deux autres espèces, C. Physeteris et C. Boopis. Le dernier article formant griffe est pectiné sur ses deux bords dont la disposition rappelle celle des griffes de certaines araignées. Contre ce qu'on pouvait attendre, le mâle et la femelle présentent exactement la même disposition (voy. fig. 14). Elle n'existe pas dès la naissance, mais apparaît de très bonne heure lors des premières mues.

2. Voy. *Remarques sur la bouche des Crustacés.* (Ce journal, mars-avril 1891.)

logues des paragnathes. Ce sont deux lames tranchantes en dedans sur les bords qui se correspondent sur la ligne médiane, élargies en dehors, couvertes sur leur bord interne d'une rangée de soies fines. Ces pièces forment la véritable limite postérieure de l'orifice œsophagien.

Des trois paires de pièces qu'il nous reste à décrire, même celle qu'on peut désigner sous le nom de « mâchoires » est en réalité en dehors de la bouche, amenant simplement ses extrémités au-devant de celle-ci. Les deux mâchoires s'insèrent sur le côté de la région inférieure de la masse buccale. Ce sont deux pièces puissantes, dentées, opposées. Les dents occupent un plan perpendiculaire à celles de la mandibule, parallèle à l'axe du corps. Ces dents sont elles-mêmes denticulées sur leurs bords. Enfin chaque mâchoire est bifide, présentant en dehors une éminence en forme de palpe, qui ne constitue pas toujours un article nettement distinct.

Entre les bases des deux mâchoires s'insèrent l'une à côté de l'autre, sur la ligne médiane, les pièces d'une quatrième paire d'appendices. Elles sont grêles, juxtaposées sur la ligne médiane, mais placées sensiblement en arrière de l'orifice buccal. Leur insertion est au même niveau que celle des mâchoires. On les a désignées sous le nom de « lèvre », les réunissant dans une unité organique qu'elles ne représentent peut-être pas plus que les deux antennes ou deux membres quelconques.

Enfin, sur la ligne médiane, limitant pour ainsi dire en arrière la masse buccale, s'insère la 5e paire d'appendices. Chacun d'eux est formé de 5 articles dont le premier toutefois semble représenter 2 articles soudés. Nous avons insisté ailleurs sur le peu d'importance morphologique du nombre des articles se succédant pour former un membre d'Arthropode. L'aspect de ces appendices rappelle un peu celui des antennes. Chez certains individus on les trouve réduits à 2 articles qu'on peut considérer comme le basilaire et le terminal, mais celui-ci plus arrondi et plus massif que sur le membre ayant son complet développement [1]. D'autres individus présentent un des appendices complet et l'autre à l'état rudimen-

1. L'individu dont nous avons représenté la bouche (fig. 7) offre cet arrêt de développement. — Chez C. Globicipitis nous ne trouvons pas ces membres, pas plus chez l'adulte que chez le jeune. On remarquera en effet qu'ils se montrent chez C. Physeteris de très bonne heure, sur l'individu encore abrité par la mère (voy. fig. 13). Peut-être doit-on considérer dans C. Globicipitis, comme représentant ce membre, une paire de soies courtes, rigides, coniques, qu'on trouve sur la ligne médiane derrière un pli

taire que nous venons d'indiquer. Ces variétés ne tiennent point au sexe.

Branchies. — Chez le Cyame de la Mégaptère, l'organe désigné sous le nom de branchie est un appendice unique de chaque côté à chaque anneau et d'une longueur considérable [1]. Les branchies sont revêtues d'un test chitineux beaucoup plus mince que les autres parties de l'animal et ne paraissent point subir de mue.

La branchie est formée intérieurement d'un tissu dense, parcouru dans toute la longueur de l'organe (Cyame de la Mégaptère) par deux vaisseaux volumineux; mais les coupes semblent indiquer de plus la présence d'autres vaisseaux de moindre diamètre, et il existe même peut-être un réseau capillaire superficiel (voy. fig. 24).

Organes génitaux mâles, appendice testiforme. — L'organe mâle se compose (Cyame de la Mégaptère, voy. fig. 20) de chaque côté d'une valve abritant l'orifice génital et s'étendant en arrière entre la naissance des dernières pattes au-devant de l'*appendice testiforme*, bien distinct de l'abdomen [2]. L'appendice testiforme est nettement ventral tandis que l'abdomen est nettement dorsal, affleurant le bord supérieur du dernier anneau. Il en résulte qu'on pourrait en quelque sorte considérer chez le Cyame un périnée passablement étendu, allant de l'organe testiforme à l'abdomen réduit ici à un simple tubercule anal. Les deux saillies de l'appendice testiforme sont, sur leurs bords et un peu en dessus du voisinage de ceux-ci, hérissées de petites pointes.

Les organes génitaux externes du mâle sont déjà complètement formés sur le Cyame de la Mégaptère quand il a la taille de la femelle en accouplement.

L'appendice testiforme, très développé chez le Cyame de la Mégaptère, est beaucoup moins développé chez le Cyame du Globiceps (voy. fig. 16) où il est cependant plus allongé; et moins encore chez le Cyame du Cachalot (fig. 9) où les deux bourses se montrent souvent inégales.

transversal à quelque distance de la base des appendices désignés sous le nom de lèvre inférieure (voy. fig. 18). — Chez C. Boopis on peut trouver un des deux appendices avortés (voy. fig. 21 et 22).

1. Sur un individu nous trouvons les deux branchies d'un côté ayant le 1/5 environ de la longueur qu'elles ont de l'autre côté.

2. Sur des mâles de Cyames de la Mégaptère en accouplement les deux valves paraissent descendre plus bas, presque au point de masquer l'organe testiforme.

Cet appendice ne paraît pas toutefois appartenir exclusivement au mâle, car nous le trouvons, il est vrai à l'état de rudiment, chez Cyamus Physeteris ♀ (voy. fig. 10). La femelle du Cyame du Globiceps n'en présente point de traces, non plus que celle du Cyame de la Mégaptère. Peut-être la variété que nous signalons ici se complique-t-elle de différences individuelles.

Organes génitaux femelles. — Les ouvertures génitales femelles sont convergentes, abritées par deux lèvres saillantes, en forme de cylindres dont les bords se rejoignent presque, sur la ligne médiane.

Abdomen. — Il se voit toujours mieux en examinant le Cyame par la face dorsale qu'il continue; du côté ventral la pièce basilaire des dernières pattes le masque un peu. Il représente une sorte de cupule à bord trilobé, l'un des lobes occupant la face dorsale; les deux autres, séparés par une profonde échancrure, sont ventraux; on distingue en outre, de chaque côté, une expansion latérale insérée sur le bord de la cupule. — L'abdomen offre dès le plus jeune âge sa forme définitive.

Organes internes. — Le canal digestif est droit et partout de même diamètre; il se présente sous l'aspect d'un cylindre noir en raison des cellules de la couche de Malpighi du Cétacé, dont l'animal fait sa nourriture. Les œufs en développement occupent une portion considérable de la cavité viscérale (voy. fig. 25).

Accouplement. — Nous trouvons plusieurs Cyames de la Mégaptère dans une position que nous estimons être celle de l'accouplement. Elle semble d'ailleurs absolument en rapport avec le mode de vie de ces animaux qui doivent de toute nécessité s'accoupler sans quitter leur ferme attache au corps du Cétacé. Ces individus accouplés présentent une très grande différence dans la taille de la femelle et du mâle. Celui-ci est beaucoup plus grand, d'un tiers au moins (6^{mm} et 10 ^{mm}); il recouvre la femelle solidement fixée sous lui (fig. 19). Il la retient à la fois par ses pattes jugulaires et par ses grandes pattes antérieures; les pattes jugulaires du mâle s'accrochent, comme le montre notre figure, sur la seconde paire de branchies; la première paire de grandes pattes s'accroche plus en dehors sur la première paire de branchies. Les lames incubatrices de la femelle à ce moment sont encore peu développées. De plus, la femelle en raison de sa taille est évidemment un individu jeune. On peut admettre que l'accouplement chez elle n'a lieu qu'une fois et qu'elle pond ensuite

jusqu'à sa mort. Les lames de la poche incubatrice ne présenteraient donc point de régression.

La disposition des lames incubatrices est sensiblement la même chez C. Physeteris. Nous avons une femelle de cette espèce dont les lames incubatrices se rejoignent encore par leurs bords et dessinent une masse sphérique ou plutôt cordiforme, n'atteignant pas le diamètre transversal du quatrième anneau libre. Plus tard, les lames s'écartent de plus en plus (voy. fig. 2), leurs bords sont rejetés en dehors; elles circonscrivent alors un espace demi-sphérique sous lequel les jeunes sont protégés après l'éclosion et d'où ils ne s'éloignent que quand ils ont acquis une certaine taille.

Les valves postérieures recouvrent le bord des antérieures.

On distingue sur la région ventrale, entre les valves, quatre appendices mous, saillants, qu'on peut désigner, par une analogie lointaine, sous le nom de placentas [1]; nos préparations ne nous ont pas permis d'en déterminer rigoureusement la structure.

Un fait important est que dans la poche incubatrice, tous les jeunes sont loin d'avoir la même taille. Il y a sous ce rapport de grands écarts. On peut en conclure que la ponte se fait successivement et à espaces assez éloignés [2].

Mues. — Les mues comme chez nombre d'Isopodes sont partielles. Elles se produisent tantôt en un point du corps, tantôt sur un autre. Cette particularité se trouve ici directement en rapport avec le mode de vie de l'animal qui autrement perdrait les moyens de rester fixé à son hôte. C'est ainsi que le crochet nouvellement formé à l'intérieur du précédent a déjà toute sa rigidité quand le test de l'extrémité de la patte est rejeté. De même on peut voir sous les dents en usage d'autres dents toutes formées et que les réactifs montrent comme ayant sensiblement la densité des premières.

1. Nous ne trouvons pas de placentas sur une femelle de C. Globicipitis dont les lames offrent la même disposition que les lames de C. Physeteris et C. Boopis au début. Nous ne pourrions dire si chez cette espèce les lames s'écartent, et par suite, si, comme cela paraît probable pour les deux autres espèces, elle ne pond qu'une fois. — On notera que les lames incubatrices occupent la position même des branchies internes du mâle de C. Globicipitis. On pourra raisonner sur ce rapprochement, nous le signalons simplement.

2. La différence de taille des embryons pourrait à la rigueur s'expliquer, mais d'une manière moins vraisemblable, par une alimentation inégale. — Sur une femelle de C. Globicipitis, les valves se rejoignant sur la ligne médiane, comme nous venons de le dire, et ne paraissant en aucune façon disposées à s'écarter, abritent 49 embryons; le plus petit mesure 1 millimètre (fig. 17) et les plus grands ont environ un tiers de plus que cette dimension.

Au-dessous des portions épaissies du test qui doivent tomber, on voit les parties sous-jacentes plus ou moins plissées pour se prêter à l'expansion qui se produira lors de la chute du fragment du test chitineux correspondant. On en peut conclure que chez ces animaux la croissance est constamment accompagnée de variations dans la forme extérieure et le rapport des parties.

Œufs. — Les œufs sont enveloppés d'une vitelline extrêmement mince. Ils ne sont point tangents les uns aux autres dans la poche incubatrice, mais écartés [1].

Les jeunes présentent une tête beaucoup plus grosse relativement au volume des autres anneaux, que l'adulte. La ligne de démarcation de la tête et du premier anneau est moins accusée et ne laisse pas voir l'étranglement qui se montrera plus tard à la face ventrale. Les anneaux suivants ne dépassent pas la largeur de la tête, les membres présentent le même mode d'articulation que plus tard. Toutefois la première patte (jugulaire) est beaucoup plus volumineuse relativement et se rapproche des dimensions de la suivante.

Le segment abdominal, de même que la tête, est aussi plus volumineux relativement que chez l'adulte et plus distinct en raison du faible développement du premier article des pattes adjacentes [2].

Chez les jeunes Cyames il n'y a aucune détermination sexuelle [3].

Chez le jeune C. Physeteris, l'élargissement du cinquième et du sixième anneau semble plus précoce que chez C. Boopis. De très bonne heure le canal digestif est plein d'aliment [4].

1. Je n'ai pu découvrir les causes ni les conditions de cette disposition.

2. Les embryons de Cyame de Globiceps que nous avons sous les yeux, étant en excellent état de conservation, nous pouvons ajouter les indications suivantes : la distribution du système nerveux dans le corps est très visible. Les ganglions correspondants aux deux anneaux branchiaux sont moins volumineux que les autres. Le segment de la première paire de pattes postérieures comprend en réalité deux ganglions : le ganglion propre à ce segment et le ganglion du segment suivant, fournissant les nerfs aux membres de celui-ci. Dans celui-ci se trouvent également deux ganglions, un volumineux comme les précédents, desservant la troisième paire de pattes; l'autre beaucoup moins volumineux, coiffé en quelque sorte par le précédent contre lequel il s'applique et qu'on doit considérer comme appartenant au segment abdominal. Sur les mêmes embryons, il était facile de constater que l'intestin, au moins dans sa première partie, est tapissé par un épithélium disposé sur une seule couche, formé de cellules polyédriques plus larges que hautes, à cytoplasme finement granuleux et à noyau très petit.

3. L'exemple le plus frappant de cette particularité est encore offert par C. Globicipitis chez lequel les tout jeunes individus, mâles aussi bien que femelles, ne présentent d'abord qu'une seule branchie presque sphérique, puis ovoïde (voy. fig. 17) tandis que le ♂ adulte en a deux. (Voy. p. 100, nº 3).

4. Sur nos embryons de C. Globicipitis, un certain nombre, presque tous, présentent à côté des matières alimentaires, des Grégarines à l'état actif, plus ou moins nombreuses

La branchie est représentée chez le tout jeune C. Boopis par un appendice ovoïde (fig. 23). Chez le plus jeune embryon de Cyame du Cachalot que nous pouvons observer (fig. 13), la branchie est unique. Mais déjà de bonne heure elle se montre tripartite (fig. 12) : les trois prolongements sont inégaux, le plus grand est dorsal, les autres vont en diminuant; à la base de la branchie la plus ventrale et la moins développée, on voit l'indice de séparations ultérieures qui se produiront et qui sont marquées déjà. Il semble que toutes les branchies procèdent d'un bourgeon commun qui donne successivement les diverses ramifications de la branchie, de la face dorsale à la face ventrale.

Historique. — Je n'ai pas à donner ici l'indication bibliographique des travaux relatifs à l'histoire naturelle des Cyames. Chacun sait que le nom de l'éminent M. Lütken y demeure attaché. Il n'est pas toutefois hors de propos de rappeler l'ancien et important mémoire de Roussel de Vauzème (*Ann. des Sc. Nat.* 1834).

C'est aux Açores, grâce au concours toujours dévoué d'un ami, M. le consul Dabney, que j'ai recueilli sur un Cachalot tué à Lagens (île de Pico) le Cyame auquel j'ai donné le nom de *C. Physeteris*, en le caractérisant par ses branchies courtes, nombreuses, disposées en bouquets de chaque côté du deuxième et du troisième anneau (libres), leur longueur n'excédant pas le diamètre antéro-postérieur des anneaux [1]. M. Lutken avait vainement cherché cet animal. « Malgré plusieurs tentatives, dit-il dans son second mémoire de « 1887, je n'ai pu réussir à me procurer un exemplaire du Cyame « qui, d'après les témoignages concordants de Bennett et de « M. Scammon, doit vivre sur le Cachalot. » M. Lütken m'écrivait à la date du 10 déc. 1888 : « Vous avez réussi à trouver le *Cyamus* « *Physeteris* qui jusqu'ici avait bravé tous mes efforts pour me le « procurer ».

Cyamus Physeteris a depuis cette époque été recueilli aux Açores par le zélé naturaliste M. F.-A. Chaves.

et qui se montrent chez tous les individus dans la première portion de l'intestin. Il semble, sur un ou deux embryons, que ces Grégarines aient pénétré en dehors de l'intestin dans la cavité viscérale (?).

1. Cette caractéristique reste absolument suffisante puisqu'elle distingue nettement C. Physeteris de toutes les autres espèces du genre.

Explication des planches VI à VIII.

Cyamus Physeteris Pouchet.

Fig. 1. — Individu mâle adulte, d'après une photographie (par M. Biétrix). Celle-ci a été rigoureusement reproduite afin de donner une idée juste du rapport et des proportions des parties. On a même respecté, comme la photographie, les imperfections (pattes cassées, etc.) de l'individu qui avait été photographié.

Fig. 2. — Individu femelle adulte figuré dans les mêmes conditions.

Fig. 3. — Article terminal de la patte jugulaire d'un mâle.

Fig. 4. — *Idem* d'une femelle.

Fig. 5 et 6. — *Idem* d'une autre femelle, vu de face et de profil.

Fig. 7. — Tête du même. — *a*. lèvre antérieure limitant en avant la tête; — *b*. mandibule; — *c*, paragnathe; — *d*, mâchoire; — *e*, quatrième paire d'appendices (lèvre); — *f*, cinquième paire d'appendices réduite ici à 2 et à 3 articles.

Fig. 8. — Bouquet branchial.

Fig. 9. — Appareil génital mâle avec l'organe testiforme se dessinant sur le segment abdominal.

Fig. 10. — Segment abdominal de la femelle, du côté ventral, avec l'organe testiforme.

Fig. 11. — Le même, du côté dorsal.

Fig. 12. — Développement du bouquet branchial chez le jeune.

Fig. 13. — Très jeune individu long de 1 millimètre.

C. Globicipitis Lutken.

Fig. 14. — Article terminal de la patte jugulaire, denticulé sur les bords.

Fig. 15. — Branchies internes du mâle recourbées en dedans, on voit l'origine des branchies externes et l'appendice lancéolé voisin de leurs insertions.

Fig. 16. — Appareil génital mâle.

Fig. 17. — Jeune individu mesurant 1 millimètre de long.

Fig. 18. — Face inférieure de la tête montrant seulement la lèvre et les mâchoires derrière lesquelles on aperçoit par transparence les paragnathes; plus bas, les deux soies tenant lieu de pattes mâchoires, ou cinquième paire d'appendices.

C. Boopis Lutken.

Fig. 19. — Mâle et femelle accouplés, vus par la face ventrale, pour montrer l'inégalité de taille, à ce moment, du mâle et de la femelle.

Fig. 20. — Appareil génital mâle du même, montrant les deux valves des orifices et l'organe testiforme.

Fig. 21. — Pattes mâchoires normales.

Fig. 22. — Variété des mêmes.

Fig. 23 A. — Jeune, long de 2 millimètres, vu de dos. — B. Le même, face ventrale.

Fig. 24. — Coupe de branchie.

Fig. 25. — Coupe intéressant à la fois la totalité du corps de l'animal, l'origine d'une branchie, *a*, avec ses deux vaisseaux, et une lame ventrale, *b*. En *d* portion du test en partie détachée, devant tomber dans une mue partielle; — *e*, cœur; — *f*, œufs.

ÉTUDE SUR
L'ÉVOLUTION DE LA PROSTATE
CHEZ LE CHIEN ET CHEZ L'HOMME

Par le Dr Eug. REGNAULD,
Prosecteur à la Faculté.

L'évolution de la prostate n'a pas encore été étudiée dans son ensemble. Les auteurs n'ont tous décrit qu'un certain nombre de stades, sans chercher à les relier entre eux. C'est ce travail que j'ai entrepris [1].

I. — Prostate du chien.

J'ai choisi comme base de ces recherches le chien; c'est un animal, dont on peut se procurer les divers stades, et chose rare pour les autres animaux, dont on peut étudier des sujets déjà avancés en âge.

J'ai fait pour les divers stades des coupes en série; de cette façon j'ai pu, après m'être assuré de la parfaite ressemblance de l'élé-

1. Paul Langerhans dans les *Archives de Virchow*, volume 61, a étudié les modifications épithéliales de la prostate pendant l'enfance et la puberté, mais n'a point mis en relief les caractères morphologiques de la glande à ses différentes périodes. — Griffith, *Journal of anatomy and physiology*, 1889, a étudié les modifications de la prostate chez les animaux pendant le rut qui lui donnent l'aspect qu'elle présente constamment chez le chien. Il admet chez l'homme une période d'hypertrophie simple, suivie d'une période d'induration fibreuse avec disparition de l'épithélium. Il n'a pas rattaché ces faits à la présence ou à l'absence de concrétions. — Casper, *Zur pathologie des tractus urogenitalis senilis* (*Arch. für path. anat. and Phys.*, vol. 125, F. I), après des recherches ayant porté sur 24 sujets âgés de plus de cinquante ans, nie l'influence de l'artério-sclérose invoquée par Launois. J'ai trouvé également l'hypertrophie normale sans lésions du système vasculaire. Il admet l'hypertrophie simple diffuse et l'hypertrophie en noyau isolée; mais ne rattache pas ces différentes formes à la présence ou à l'absence de calculs. Il les considère l'une et l'autre comme des formes normales. J'ai montré qu'il y avait là un processus normal et un processus pathologique qu'il faut bien distinguer.

ment glandulaire à tous les niveaux, adopter définitivement la zone située immédiatement au-dessous de l'abouchement des conduits éjaculateurs. Contrairement à l'opinion de Leydig, j'ai constaté que la trame a la même structure au centre et à la périphérie de la glande.

Comme technique, je me suis servi pour faire mes pièces, du liquide de Müller, soit de l'alcool seul, soit du liquide de Kleinenberg et de l'alcool. — Le carmin de Greenacker m'a toujours donné comme colorant les résultats les plus parfaits.

Lorsque j'ai voulu étudier particulièrement les fibres musculaires lisses, j'ai employé, suivant le conseil de M. Retterer, la fixation des pièces par l'acide formique et l'alcool; grâce à cette méthode, j'ai pu mettre toujours en évidence et différencier des éléments conjonctifs avoisinants les faisceaux de fibres musculaires lisses.

J'ai dû dans ces recherches examiner un grand nombre de stades; mais dans cette description je crois préférable de ne signaler que les modifications importantes que l'âge détermine dans la prostate; je décrirai seulement les dispositions observées sur un embryon de 6 à 8 centimètres, sur un chien à la naissance, sur un chien de trois mois, sur un chien adulte et enfin sur un chien de quatorze ans.

A. — *Embryon de chien long de 6 à 8 centimètres.*

A cette période, nous avons pu constater que de l'épithélium uréthral partent des invaginations pleines, qui pénètrent dans le tissu mésodermique environnant, et dont la position varie suivant le niveau auquel porte la section. Dans les coupes inférieures, c'est-à-dire dans celles qui sont le plus éloignées de la vessie, les bourgeons n'existent qu'à la face postérieure de l'urèthre. Ils sont au nombre de deux, un de chaque côté du plan médian antéro-postérieur, et affectent une direction divergente, qui fait que leurs extrémités libres sont bien plus écartées que leurs points d'attache sur l'épithélium uréthral. Au niveau de la région prostatique moyenne, on trouve 4 bourgeons : 2 antérieurs et 2 postérieurs, tons placés symétriquement par rapport à l'axe antéro-postérieur et au transversal. Les masses de tissu mésodermique, qui les séparent, présentent toutes les mêmes dimensions. Les deux bourgeons postérieurs sont toujours plus développés que les antérieurs. Au niveau de la région vésicale de la prostate, les bourgeons sont

plus petits, plus rapprochés, moins distincts les uns des autres; ils sont refoulés sur les parties latérales de l'urèthre.

A cette période, l'épithélium uréthral remplit presque entièrement le canal ; c'est une superposition de cellules isodiamétrales, stratifiées, présentant un noyau volumineux et se colorant énergiquement par les réactifs.

A la partie centrale il existe une cavité sous forme de fente allongée transversalement, et occupant à peine un tiers de l'épaisseur totale de l'urèthre. Celui-ci, envisagé dans son ensemble, se présente sous forme d'une bande transversale, plongée dans du tissu très vasculaire et terminée à ses deux extrémités par des festons irréguliers au niveau desquels prennent naissance les bourgeons épithéliaux, rudiments de la prostate. Le tissu mésodermique est représenté par des cellules embryonnaires, au milieu desquelles apparaissent quelques fibres musculaires lisses. A la périphérie de la glande, on constate au niveau des extrémités des diamètres antéro-postérieur et transversal des sillons très nets, divisant la glande en 4 lobes. Ces sillons correspondent toujours aux masses mésodermiques, tandis que les masses renflées, qu'ils isolent incomplètement, renferment les invaginations épithéliales.

A ce stade, le tissu embryonnaire mésodermique l'emporte sur l'élément épithélial, qui n'occupe qu'une place fort restreinte.

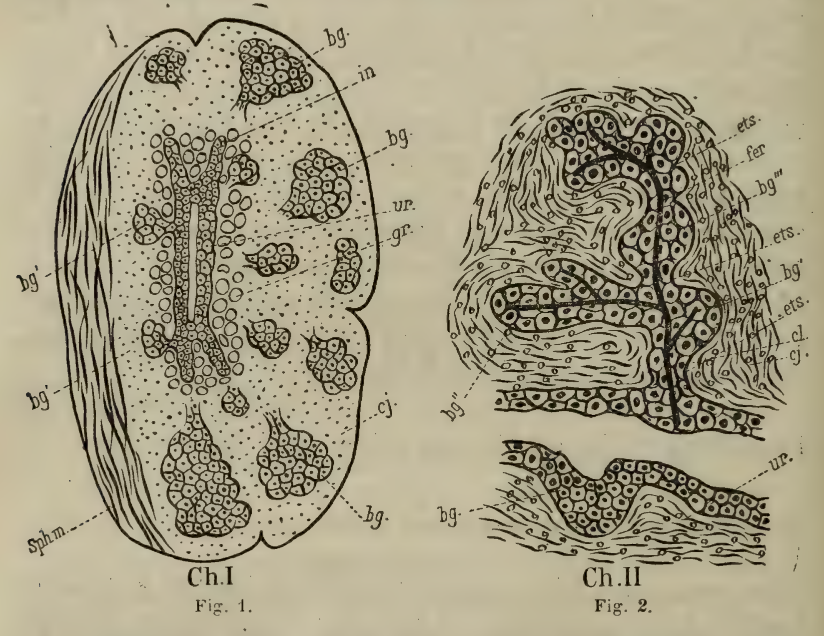
B. — *Chien à la naissance.*

Sur une coupe faite presque perpendiculairement à l'axe de l'urèthre (fig. 1), au niveau du sphincter prostatique, et dessinée à un très faible grossissement pour présenter une vue d'ensemble, on voit que la glande est divisée en quatre lobes par des sillons accentués surtout à la périphérie. L'urèthre se présente sous forme d'une fente transversale remarquable à ses deux extrémités par des prolongements ou invaginations. Sa partie centrale présente une cavité. La muqueuse uréthrale est entourée d'une masse de vaisseaux très dilatés, très nombreux en arrière et sur les côtés, beaucoup plus rares en avant. C'est un anneau érectile presque complet.

En avant de l'urèthre, on voit deux bourgeons épithéliaux (bg') encore plus développés, et situés de chaque côté de l'axe antéro-postérieur de la coupe. Ils sont plongés dans une gangue de tissu

conjonctif très jeune (cj) et en partie compris dans le tissu vasculaire périuréthral (gv).

En avant de ces bourgeons épithéliaux, on trouve avant d'arriver à la limite de la glande une zone (cj) de tissu conjonctif embryonnaire, puis une bande large de fibres musculaires striées (sph. m). qui représente le sphincter prostatique. Ce sphincter s'étend, comme nous avons pu le constater sur nos coupes sériées, sur les deux tiers supérieurs de la longueur de la glande. En arrière de l'urèthre, dans la masse de tissu conjonctif bien plus épaisse que



Ch.I
Fig. 1.

Ch.II
Fig. 2.

celle qui existe en avant de lui, on trouve de nombreuses invaginations épithéliales (bg′) beaucoup plus développées que les antérieures, et affectant toutes dans leur ensemble la disposition d'une pyramide, dont le sommet correspond à l'urèthre, et la base à la périphérie. On voit également que l'élément conjonctif est prédominant à cette période ; outre ses faisceaux de tissu conjonctif, il renferme quelques fibres musculaires lisses encore assez rares et des vaisseaux très nombreux.

Sur une coupe faite à la partie moyenne de la prostate (fig. 2), on voit que l'épithélium uréthral (ur) formé de grosses cellules cubiques, répandues sur plusieurs rangées, envoie dans le tissu conjonctif (cj) qui l'enveloppe, un bourgeon (bg) formé de cel-

lules épithéliales, isodiamétrales, à noyau se colorant très énergiquement par le carmin de Greenacker. Ce bourgeon (bg) présente à sa partie initiale un rudiment de cavité. Sur une invagination (b'g) arrivée à un stade plus avancé, le bourgeon primitif (b'g) présente près de son origine une sorte d'étranglement (éts) et fournit immédiatement après des bourgeons secondaires (b'g'), qui sont accidentés, sur leurs parois, d'une série de dilatations et d'étranglements. A cette période ils ont un aspect moniliforme, et semblent fournis par une série de grains analogues à ceux d'un chapelet ; ils sont encore pleins. Les tubes primitifs sont creusés d'une lumière centrale et revêtus par une double rangée de cellules cubiques. Le tissu mésodermique forme entre chaque dilatation des cordons épithéliaux une saillie ou éperon correspondant à leur étranglement. Tous ces éperons, perpendiculaires à l'axe longitudinal du cordon, sont parallèles entre eux. Je n'ai pu trouver en aucun point de membrane propre interposée entre l'épithélium et le stroma conjonctif.

A la naissance la prostate se présente donc chez le chien sous forme d'une masse divisée superficiellement en 4 lobes bien nets. Cette division correspond à une orientation semblable des cordons épithéliaux primitifs dans l'intérieur de la glande. Par suite de leurs ramifications pariétales et terminales, ils figurent des pyramides dont la base correspond à la périphérie, et dont le sommet vient se confondre avec l'urèthre.

Chacun des lobes glandulaires est constitué par des ramifications moniliformes d'un conduit excréteur, ouvert dans l'urèthre. Ces ramifications hérissées de dilatations et de rétrécissements semblent parsemées à leur périphérie de grains, qui ne sont que des bourgeons pariétaux à leur période embryonnaire.

C. — *Chien de trois mois.*

A cette époque la glande a acquis la forme définitive, qu'elle gardera jusqu'à la fin de l'âge adulte. Son volume est encore petit ; il a environ les deux tiers de ce qu'il aura chez le chien adulte ; on ne peut plus avoir de coupes d'ensemble de la glande. Les sillons latéraux ont à peu près totalement disparu de même que le sillon antérieur; le postérieur est seul resté bien net. A l'union de son tiers supérieur et de ses deux tiers inférieurs il est pénétré par les

conduits éjaculateurs. Au-dessus de cette pénétration, l'espace qui sépare en arrière les deux lobes latéraux est rempli par du tissu mésodermique très jeune, mais très vasculaire.

A cette période le tissu conjonctif (cj fig. 3) ne prédomine plus sur le tissu épithélial; en même temps que les bourgeons épithéliaux (bg) se sont accrus en longueur et en largeur, le tissu conjonctif a subi une augmentation proportionnelle et les éléments constituants ne sont plus dans la même proportion que chez le chien à sa naissance. C'est le tissu épithélial qui commence à prédominer. Le tissu conjonctif est constitué par des faisceaux de fibres répandus à la périphérie de la glande et dans les interstices des lobes.

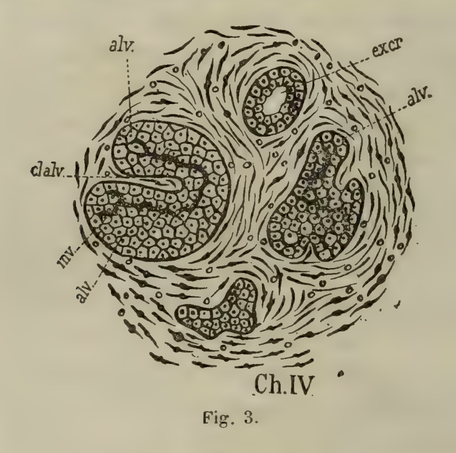


Fig. 3.

Les canaux excréteurs de la glande présentent une zone centrale bien libre, limitée de tous côtés par une double rangée de cellules épithéliales, les superficielles ou périphériques sont arrondies; les profondes ou centrales sont cylindriques. Cet aspect des canaux excréteurs ne se modifiera pas pendant toute l'évolution de la glande. Jamais je n'ai trouvé de cils vibratiles à l'orifice de ces canaux.

Les cordons épithéliaux (bg) sont encore presque tous pleins dans leur zone périphérique; quelques-uns sont creusés d'une lumière centrale (bg′). Ils sont constitués par des cellules isodiamétrales superposées, dont le noyau très volumineux et se colorant très énergiquement est entouré d'une zone protoplasmique, restant beaucoup plus claire.

Sur une coupe parallèle au grand axe des tubes glandulaires, nous voyons les divers degrés du travail qui va donner à la glande

ses caractères morphologiques définitifs. Un canal excréteur (c.excr.) après un court trajet se divise en deux branches; il présente une série de dilatations et de rétrécissements, faciles à distinguer même avec un faible grossissement, et qui lui donnent un aspect moniliforme. Les deux branches divergent presque immédiatement après leur naissance et sont remarquables parce que, de suite, elles sont bosselées et rendues irrégulières par une succession d'inégalités analogues à celles du conduit excréteur. Après un trajet plus ou moins long, elles donnent des ramifications latérales et terminales, qui présentent les



Fig. 4.

mêmes dispositions jusqu'au niveau des derniers rameaux, qui se terminent par des bosselures terminales après en avoir présenté de pariétales. De la sorte, on voit les tubes glandulaires depuis leur origine jusqu'à leur terminaison se hérisser de bourgeons pariétaux et donner naissance à des rameaux terminaux, qui présentent les mêmes caractères. Tandis que ces bourgeonnements sont rudimentaires et à peine marqués sur les ramifications ultimes, ils sont très développés sur les branches initiales.

En comparant ce stade au précédent, on constate que les bourgeons terminaux sont non seulement allongés et bifurqués, mais que leurs parois sont hérissées de nouveaux culs-de-sac de forme et de constitution analogues aux précédents. Les parois du fond des culs-de-sac sont également bombées, et dans l'intervalle de

deux bosselures, le tissu conjonctif forme un éperon saillant dans l'intérieur du tube épithélial.

D. — *Chien adulte.*

Sur la coupe d'un canal alvéolaire, on voit qu'il est limité des voisins par des bandes de stroma (cj). Dans la constitution de ces travées entrent des faisceaux de fibres conjonctives adultes très serrées et tassées; au milieu de ces travées conjonctives existent des faisceaux de fibres musculaires lisses (ml) s'entre-croisant dans des angles très variés; ces faisceaux très développés apparaissent très



Fig. 5.

nettement sur les pièces fixées par une solution d'acide formique et par l'alcool, comme l'a conseillé M. Retterer. Ces travées de stroma occupent à peine le quart de la surface représentée par le canal alvéolaire ; sur les bords, les faisceaux de fibres conjonctives sont un peu plus tassés, mais il n'y a pas de membrane propre. Dans certains points (cl. alv.), les faisceaux conjonctivo-musculaires s'infléchissent, changent leur direction primitive et sont orientés vers le centre du canal. Ces cloisons constituent sur la coupe une masse triangulaire, dont la base correspond à la travée, et dont le sommet se dirige vers l'axe central du lobule. Ces prolongements de la travée forment la charpente des cloisons alvéolaires. Les travées primitives sont communes à plusieurs lobules, qui ne sont sépa-

rés au niveau de leurs culs-de-sac terminaux que par son épaisseur.

On voit en outre que l'espace libre B, c'est-à-dire la coupe de la cavité, est considérable, et représente à peu près la moitié de la surface totale. Cette cavité est tapissée par un épithélium cylindrique allongé (fig. 6) à noyau (rp) très rapproché de la base d'implantation et entouré d'une zone granuleuse; la partie centrale de la cellule est très claire et presque transparente. Nous n'avons jamais trouvé qu'une seule rangée de cellules épithéliales. Ce qui donne à la prostate une forme à part c'est la saillie dans la cavité glandulaire des prolongements revêtus d'épithélium (cl. alv.) limitant ainsi sur tout le pourtour du cul-de-sac lobulaire une série de



Fig. 6.

loges ou alvéoles (alv), dont les parois latérales sont constituées par ces cloisons et dont le fond rempli par un amas de celles épithéliales arrondies ou cubiques répond à la travée. On voit que la largeur de l'alvéole (alv) est toujours plus grande que celle des cloisons (cl. alv.) qui la limitent, et d'autre part on peut constater que leur profondeur est en moyenne deux fois plus grande que leur largeur.

Dans cet état de complet développement on voit donc que le lobe prostatique est constitué par un certain nombre de conduits glandulaires fournissant des ramifications latérales sur toute leur longueur, et se terminant par des ramifications terminales à la périphérie de la glande. Mais ces terminaisons présentent une disposition particulière; au lieu de trouver un certain nombre de culs-de-sac isolés venant se verser dans un canal excréteur commun, c'est la paroi même du canal qui se creuse sur toute sa surface d'une série de logettes ou alvéoles représentant les culs-de-sac glandulaires. D'où l'aspect particulier que présente la coupe de la prostate, comme je l'ai fait ressortir plus haut.

Si on compare les coupes pratiquées sur l'animal jeune et sur l'animal adulte, on voit que par suite de la production de toutes ces alvéoles sur les parois des conduits, l'épithélium s'est beaucoup accru et qu'il est devenu dans la glande l'élément prédominant.

E. — *Chien vieux de quatorze ans.*

Chez cet animal la prostate avait acquis le volume d'une mandarine ; il n'existait pas de troisième lobe faisant saillie du côté de la vessie ; mais les sillons antérieur et postérieur étaient très profonds

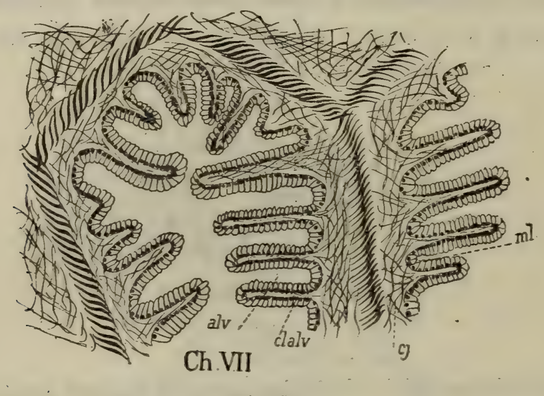


Fig. 7.

en même temps que les latéraux étaient devenus beaucoup plus apparents que chez l'animal adulte.

Sur la coupe que nous avons dessinée (fig. 7) avec le grossissement qui nous avait servi pour l'animal adulte, on voit les modifications importantes qui sont survenues dans la texture de l'organe. Les travées conjonctives (cj) sont plus larges, formées de tissu plus serré, plus dense, sans traces d'éléments graisseux. Les prolongements qu'elles envoient dans les cloisons interalvéolaires sont aussi plus larges, et renferment des faisceaux de fibres musculaires lisses très développées. Au niveau du fond des alvéoles, ces faisceaux musculaires forment de véritables sangles. Mais en même temps que le développement des fibres musculaires on voit les fibres conjonctives plus nombreuses et arrivées à l'état adulte, former un feutrage très serré et concentrique autour de ces mêmes culs-de-sac alvéolaires. Le stroma ainsi développé représente le tiers de la totalité de la glande.

Les cloisons (cl. alv.) qui séparent les alvéoles ont subi d'autres modifications importantes; leur nombre s'est multiplié et leur profondeur s'est accrue; de plus, elles ont empiété sur le canal alvéolaire, puisque des mensurations permettent de constater que le diamètre de celui-ci a diminué.

Les cloisons ayant augmenté de volume, les culs-de-sac alvéolaires ont forcément rétréci et les parois sont presque au contact l'une de l'autre.

L'épithélium des culs-de-sac alvéolaires et des conduits excréteurs a conservé tous les caractères qu'il présente chez l'adulte. Nulle part je n'ai trouvé de concrétions, ni de culs-de-sac alvéolaires.

En résumé, chez cet animal arrivé à un âge avancé il n'y a que le développement de tous les éléments de la glande. Tous sont en bon état, il n'y a pas d'éléments anatomiques dégénérés. La seule modification importante c'est la diminution de calibre des voies d'excrétion.

Pour le chien, je puis donc dire : 1° que la prostate subit une évolution régulière, se poursuivant jusque dans la vieillesse et arrivant à une augmentation du volume total de la glande, due à un développement simultané de tous ses éléments; 2° que la prostate doit être rangée dans un groupe de glandes à part, les glandes alvéolaires, caractérisées par la localisation de l'élément sécrétoire dans des diverticules pariétaux et terminaux des derniers conduits d'excrétion; 3° que cette glande est caractérisée par un épithélium cylindrique dans les conduits d'excrétion et très variable dans les culs-de-sac suivant l'état de repos ou d'activité de la glande [1].

II. — Prostate de l'homme.

J'ai étudié ensuite la prostate de l'homme, qui, comme l'a signalé Leydig [2] en 1850, présente de nombreux points de ressemblance avec celle du chien.

L'insuffisance de conservation des pièces enlevées seulement pour la plupart vingt-quatre heures après la mort; l'absence d'un certain nombre de stades m'auraient entravé dans cette étude,

1. *Bulletins Soc. Biologie*, 2 juillet 1891.
2. Leydig, *Zür anatomie der männi. Geschlechtsoyane. — Zeitschrift für Wiss Zool.* Vol. I, 1850.

si je n'avais eu pour me guider les stades analogues du chien, qui me permettaient de suivre la succession des phénomènes évolutifs.

Je n'ai trouvé les éléments suffisamment bien conservés que sur des embryons au quatrième mois, des enfants à la naissance, un adulte supplicié, et quelques vieillards, dont le plus âgé avait soixante-dix-neuf ans.

Prostate avant la naissance. — Embryon de sept dixièmes et de dix quinzièmes (quatrième mois de la vie intra-utérine.) Nous avons pu constater que les parois des cordons épithéliaux, encore pleins sur une grande partie de leur étendue, présentent des renflements sépa-

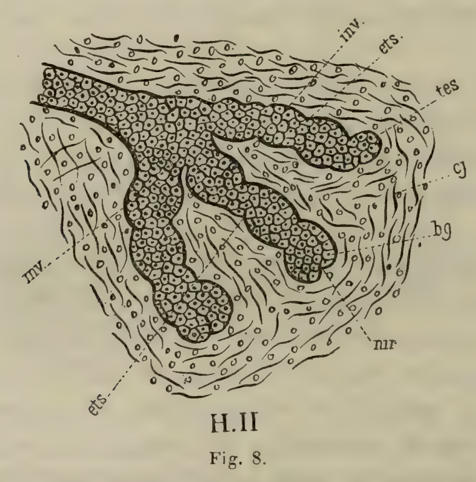


Fig. 8.

rés par des étranglements; ce sont des bourgeons secondaires en voie de développement. Les extrémités de ces cordons épithéliaux présentent des bosselures semblables, qui formeront les ramifications périphériques. Tout ce système est rempli de cellules isodiamétrales à gros noyau fortement coloré. Examinée à un très faible grossissement, la coupe montre à son centre l'urèthre avec son épithélium stratifié et sa cavité centrale de forme linéaire. De sa périphérie partent au milieu du stroma quatre bourgeons pyramidaux à base périphérique, à pédicule continu avec l'épithélium uréthal. Ces bourgeons sont isolés les uns des autres par 4 bandes de tissu embryonnaire, très vasculaire au voisinage direct de l'urèthre; à cette période, le stroma occupe plus des deux tiers de la surface de la coupe.

Ces faits concordent avec ceux que nous avons vus sur le chien. M. Tourneux a indiqué chez l'homme l'apparition de la glande prostatique sous forme de bourgeons pleins. Nous avons jugé

nécessaire d'insister sur la forme caractéristique des cordons épithéliaux et sur leur mode de bourgeonnement.

Résumé. — Dans le tissu mésodermique périuréthral, quatre cordons épithéliaux pleins sur la plus grande partie de leur étendue, à surface inégale, bosselée, se terminant par des bosselures toujours bien accentuées.

Prostate à la naissance. — Elle se présente sous l'aspect d'un renflement dur, ayant le volume d'une petite noisette, et se continuant sans ligne de démarcation bien nette avec l'urèthre membraneux et le col de la vessie. Elle est plus accentuée sur la face postérieure que sur les autres faces de l'urèthre. Si on prend l'urèthre jusqu'à son entrée dans la vessie, on voit qu'il est entouré dans la région prostatique d'un anneau de substance gris rose, au milieu duquel on aperçoit à un très faible grossissement quatre masses de couleur un peu différente, de forme pyramidale et qui sont les bourgeons glandulaires. Ils présentent un aspect bosselé, mamelonné, et sont hérissés de saillies arrondies qui les font ressembler à première vue à une grappe de petites vésicules. L'examen fait sur des coupes et avec un grossissement moyen indique un certain nombre de particularités intéressantes. Le futur lobe glandulaire se présente dans sa partie centrale sous forme d'un tube creux, revêtu d'une double rangée de cellules cubiques ou arrondies. Dans sa portion périphérique, c'est un cordon plein de cellules épithéliales, petites, arrondies et à peu près toutes égales entre elles. Ce cordon se termine par deux ou trois bourgeons pleins, présentant sur toute leur étendue un même diamètre, et séparés les uns des autres par des cloisons conjonctives. A la face externe des parois du canal excréteur primitif, on voit surgir irrégulièrement des invaginations pleines, constituant des bourgeons latéraux en voie d'évolution et dont la partie culminante du fond présente sur quelques-uns un commencement de bifurcation, en même temps qu'une cavité centrale se dessine près de leur implantation.

A cette période, le tissu conjonctif, constitué à parties égales par des cellules arrondies et des cellules fusiformes, est très vasculaire, surtout au voisinage des futurs culs-de-sac. A la partie antérieure et supérieure de la glande, les fibres musculaires striées, qui constitueront le sphincter prostatique, sont déjà bien développées. On aperçoit déjà dans le stroma quelques fibres musculaires lisses en voie de formation. Le tissu conjonctif forme à cette période la masse

principale de la glande, les bourgeons épithéliaux ne sont encore que des accessoires.

M. Tourneux (*loc. cit.*) dit qu'au moment de la naissance la prostate se rapproche de la configuration qu'elle aura chez l'adulte. Les acini glandulaires sont dessinés, la plupart sont creusés d'une cavité glandulaire. L'épithélium prismatique, épais de 18 μ, est farci de fines granulations.

A ce stade encore nous avons cru devoir insister, plus que ne l'avait fait M. Tourneux, sur la morphologie de la glande, et pour montrer l'identité de celle-ci avec ce que nous avons décrit sur le

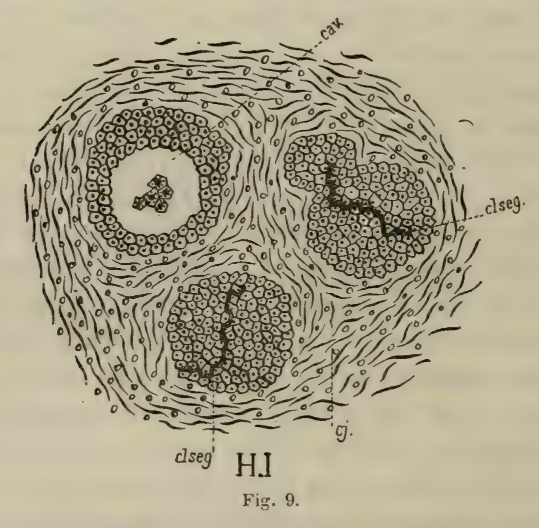


Fig. 9.

chien à la naissance, et appuyer ici sur cette évolution similaire.

Sur la prostate de l'homme à la naissance aussi bien que précédemment sur celle du chien, nous avons toujours vu des bourgeons pleins prenant naissance sur d'autres bourgeons déjà creusés d'une cavité centrale, mais avec un diamètre égal sur toute leur étendue et n'ayant à leur extrémité ni dilatation ampullaire ni une vésicule. Chez l'homme à la naissance la prostate n'a donc pas les caractères d'une glande en grappe. C'est une glande tubuleuse ramifiée, dont les rameaux présentent sur leurs parois des diverticules régulièrement calibrés sur toute leur longueur, et dont les ramifications pariétales et terminales rudimentaire simulent une grappe.

Résumé. — Les éléments du stroma se sont déjà différenciés. Il existe des fibres musculaires lisses. Les vaisseaux y sont nombreux. Les cordons épithéliaux y forment des tubes ramifiés à leur

partie terminale et pariétale. Ces ramifications encore peu développées simulent les vésicules d'une glande en grappe.

Homme adulte supplicié. — Nous avons pu étudier les coupes provenant d'un adulte de trente-six ans et dont les pièces fixées trois heures après la mort sont restées dans un état de conservation parfaite.

Les conduits excréteurs présentent une paroi constituée par du tissu conjonctif adulte et des fibres musculaires lisses, disposées perpendiculairement ou obliquement par rapport à leur axe longitudinal. Leur revêtement épithélial est formé par une couche cen-



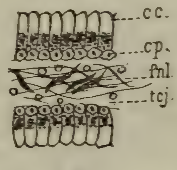
Fig. 10.

trale d'une seule rangée de cellules cylindriques, et une couche périphérique de deux ou trois rangées de cellules cubiques ou arrondies. Au voisinage de l'abouchement dans l'urèthre, le revêtement épithélial comprend toujours de plus nombreuses rangées de cellules. En aucun point je n'ai pu trouver de cellules cylindriques à cils vibratiles.

Le lobule prostatique est constitué par une série de loges tubulaires, séparées les unes des autres par des cloisons conjonctivo-musculaires, de forme triangulaire. Toutes ces loges ou alvéoles s'ouvrent à plein canal dans un tube collecteur, qui est l'origine lobulaire du canal excréteur. — Les tubes collecteurs des différents lobules viennent se jeter dans celui-ci et la réunion des lobules appartenant à un canal excréteur commun constitue le lobe prosta-

tique. — Le nombre des alvéoles varie, suivant les dimensions du lobule, de 6 à 15. Elles sont de taille très inégale, mais ont toujours un diamètre égal sur toute leur étendue. — Les cloisons qui les limitent et forment leurs parois sont des prolongements intra-lobulaires du stroma qui constitue la charpente de la glande, isole les lobes les uns des autres, et sert de ligne de démarcation entre les lobules. — Au niveau du lobule, leur forme est triangulaire, leur base correspond à la périphérie du lobule et est confondue avec le stroma interlobulaire, leurs sommets plus ou moins effilés convergent vers le canal central intralobulaire, leurs faces latérales forment les parois des alvéoles. — D'une façon générale leur longueur égale le double de la largeur de leur base.

Le stroma péri lobulaire ou interlobulaire est formé par du tissu conjonctif adulte et des faisceaux de fibres musculaires lisses s'en-



H.IV

Fig. 11.

tre-croisant sous des angles très variés. Cet ensemble constitue un réseau dont les mailles embrassent toute la périphérie du lobule. — De ce système interlobulaire partent des faisceaux secondaires, dont les uns très minces et très déliés pénètrent entre les alvéoles et constituent les cloisons intralobulaires ou alvéolaires, dont les antres plus épais entourent le fond des alvéoles d'une sorte de sangle fibro-musculaire. — Ce système intralobulaire comprend un feutrage de faisceaux conjonctifs et musculaires, les vaisseaux ne sont pas très abondants ; on n'y trouve jamais de tissu adipeux.

Le stroma n'occupe qu'un tiers de la glande, dont les autres tiers sont remplis par l'élément épithélial qui a subi un accroissement considérable.

A la surface des cloisons intralobulaires ou alvéolaires l'épithélium est disposé sur plusieurs couches. La couche périphérique est formée par plusieurs rangées de cellules arrondies ou cubiques, à noyaux volumineux, à protoplasma très peu abondant. Cette couche repose directement sur le stroma dont les éléments paraissent

tassés et aplatis, mais où je n'avais jamais rencontré de membrane propre. La couche interne est formée par une seule rangée de cellules cylindriques très allongées, dont la zone périphérique renferme un noyau très voisin du point d'implantation et entouré d'une masse de granulations. — Au niveau du fond des alvéoles on trouve une agglomération de cellules rondes, cubiques, tassées les unes contre les autres et qui forment là une masse difficile à délimiter exactement du mucus, qui lui est accolé.

Dans quelques-uns de ces culs-de-sac on trouve de petites masses opalines qui sont des commencements de sympexion.

La prostate de l'homme adulte est semblable à celle du chien au même stade. — Un canal excréteur lobaire ayant son origine dans la cavité uréthrale donne naissance à des canaux secondaires qui se ramifient et se divisent jusqu'au niveau du lobule ; là, ils se résolvent en une agglomération de sacs régulièrement cylindriques qui ne sont que des dilatations pariétales et terminales de ces canaux terminaux.

I. *Résumé.* — Le lobule de la prostate est donc constitué par une agglomération de canaux, présentant sur leurs parois et à leur extrémité des alvéoles s'y ouvrant dans toutes les directions.

Sur la prostate d'un homme âgé de soixante-dix-neuf ans, le stroma interlobulaire a considérablement augmenté d'épaisseur, le tissu conjonctif est presque partout passé à l'état fibreux; les fibres musculaires lisses, très multipliées en nombre et en volume, forment des faisceaux considérables, logés dans les travées fibreuses, et s'entre-croisant sous des angles variés.

Dans les cloisons interlobulaires le stroma forme des bandes très épaisses qui circonscrivent la périphérie des culs-de-sac glandulaires. Les prolongements qui s'en détachent pour pénétrer dans les lobules sous forme de cloisons interlobulaires ou alvéolaires sont très développés. Au niveau des culs-de-sac glandulaires les faisceaux de fibres musculaires lisses appartenant aux cloisons intra et périlobulaires s'associent pour constituer une sangle presque annulaire Dans les cloisons alvéolaires les fibres centrales sont restées parallèles à l'axe de ces cloisons.

La cavité centrale du lobule est remplie presque complètement par les extrémités centrales des cloisons alvéolaires. Celles-ci ont augmenté de volume non seulement dans leur charpente, mais aussi dans leur revêtement épithélial. Il n'y a presque plus de

cavité alvéolaire; celle-ci est en partie comblée par la prolifération considérable de la couche épithéliale, dont les cellules ont envahi la plus grande partie du cul-de-sac.

Si on compare l'alvéole de l'adulte et celle du vieillard, on est frappé de voir que chez ce dernier la cavité a été presque entièrement comblée : il y a augmentation de l'épaisseur de la cloison par hypertrophie de la charpente et hyperplasie du revêtement

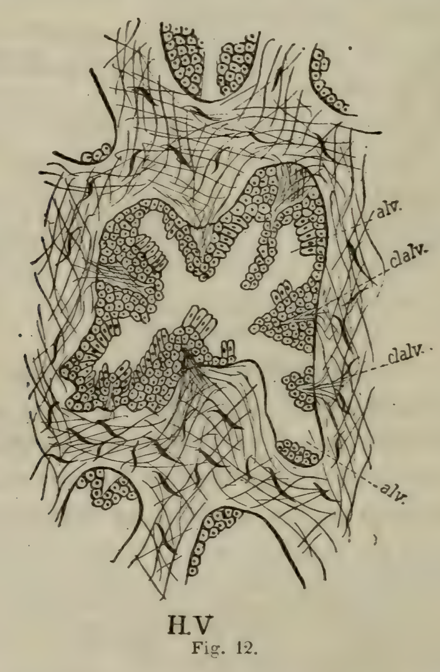


Fig. 12.

épithélial. Les deux éléments ont contribué dans une mesure presque égale à l'effacement de la cavité glandulaire.

Toutes les fois qu'on examine une alvéole ne renfermant ni sympexions ni calculs, l'épithélium est resté avec tous les caractères normaux. On remarque seulement une légère diminution de hauteur des cellules cylindriques dont le noyau est moins gros et moins apparent.

Sur la prostate, que nous avons pu étudier dans un état de conservation parfait, cette disposition était très nette dans certains points et rappelait absolument ce que nous avons rencontré chez le chien.

Mais dans les alvéoles qui renferment soit des sympexions, soit des calculs, on voit des modifications importantes.

Les cellules cylindriques, qui formaient le revêtement superficiel des cloisons alvéolaires, ont à peu près partout disparu. Il ne reste plus que les cellules rondes et cubiques, dont les rangées superficielles sont en voie de dégénérescence graisseuse, les profondes étant seules intactes. Au fond des culs-de-sac, mêmes modifications; les cellules centrales sont en voie de dégénérescence, tandis

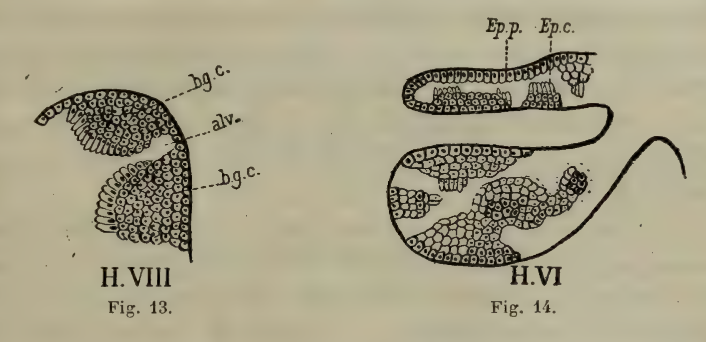


Fig. 13. Fig. 14.

que les périphériques ont encore leurs caractères normaux : il y a toujours dans l'alvéole une petite concrétion, qui semble avoir été le point de départ des lésions.

Dans un degré plus avancé on voit se faire autour de la petite concrétion initiale qui sert de point de départ, des dépôts successifs de cellules épithéliales altérées qui se transforment en un produit

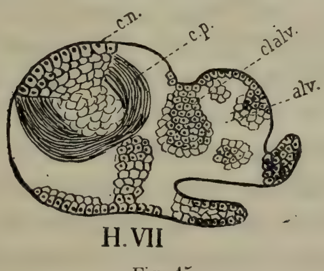


Fig. 15.

rougeâtre ou jaunâtre, très dur et nettement stratifié en couches concentriques, par l'adjonction de nouvelles couches épithéliales dégénérées. Quand tout le revêtement épithélial a subi cette transformation, on ne trouve plus qu'une masse centrale dure, arrondie et, immédiatement appliquées sur lui les parois de l'alvéole, qui l'enchâtonnent et l'isolent du reste du lobule.

Dans d'autres alvéoles le travail ne se fait pas de la même façon; les cellules épithéliales, sous l'influence de l'irritation initiale dégé-

nèrent et s'éliminent à mesure au lieu de se déposer en couches concentriques. Dans ces cas, l'alvéole se vide rapidement de son contenu, les parois viennent s'adosser à elle-smêmes et ne limitent plus qu'un espace presque virtuel renfermant quelques cellules épithéliales dégénérées. C'est la forme étudiée par Launois [1] sous le nom de fibrome glandulaire.

Mais ces deux formes de dégénérescence des alvéoles sont toujours partielles et localisées à un plus ou moins grand nombre d'entre elles. Tandis qu'il est un fait qui est constant, qu'on retrouve dans la majorité des alvéoles, c'est l'hypertrophie des éléments épithéliaux et du stroma de l'alvéole. C'est là la modification primordiale de la glande.

Or chez le chien, qui ne présente que très rarement des calculs prostatiques, nous avons toujours trouvé cette hypertrophie générale et très rarement au contraire les modifications aboutissant à la disparition du contenu épithélial de l'alvéole. Je considère donc que normalement, et en dehors de tout processus pathologique, l'évolution normale de la prostate l'amène à l'hypertrophie de tous ses éléments, et qu'il faut admettre que les autres modifications qu'on trouve chez l'homme doivent être mises sur le compte d'un processus pathologique.

De cette étude nous tirons les conclusions suivantes :

La prostate évolue chez l'homme comme chez le chien.

C'est une glande dont les culs-de-sac sont constitués par des dilatations pariétales et terminales des derniers conduits excréteurs. Ces dilatations doivent être désignées par analogie avec le poumon sous le nom d'alvéoles. La protaste est une glande alvéolaire.

Pendant toute sa période d'activité franche, c'est l'élément épithélial qui prédomine. Dans sa vieillesse, il se produit à l'état normal une hypertrophie de tous les éléments de la glande. Sous l'influence de concrétions se déposant dans les alvéoles, le processus se modifie et aboutit soit à l'hypertrophie du stroma avec atrophie ou même disparition de l'épithélium. Ces dernières modifications sont d'ordre pathologique et ne doivent pas être confondues avec l'évolution normale de la glande.

1. Launois, Th. doct. Paris, 1885.

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

DE LA DIVISION DU NOYAU ET DE LA DIVISION CELLULAIRE

DANS

LES TUMEURS ÉPITHÉLIALES

Par Amédée BORREL,

Licencié ès sciences naturelles, préparateur d'anatomie pathologique
à la Faculté de médecine de Montpellier.

Travail du laboratoire de M. le professeur Kiener.

(*Planches IX et X.*)

L'étude de l'évolution cellulaire dans les tumeurs épithéliales m'a amené à publier tout un ensemble de faits qui m'ont paru se rattacher à la question générale de la multiplicité des modes de division du noyau.

A ce point de vue, les tumeurs, par la rapidité de leur développement, sont un objet d'étude des plus favorables. Certaines présentent les formes nucléaires les plus anormales en apparence et les modes de division les plus variés. Leur étude est intéressante, surtout lorsqu'il s'agit de la division des cellules à noyaux bourgeonnants et multilobés. Toutes les tumeurs sont loin d'être favorables au même titre : la plupart ne présentent ces formes qu'accidentellement, et le plus souvent, dans une même tumeur, on ne les trouve que sur certains points limités.

Ces figures nucléaires bourgeonnantes ne sont pas spéciales aux tissus néoplasiques, et ne peuvent par conséquent pas servir à les caractériser. Elles semblent représenter plutôt un mode d'être particulier du noyau sous certaines conditions ; on les retrouve dans les types cellulaires les plus différents, normaux ou pathologiques : on les a décrites dans de simples processus inflammatoires, ou même à l'état normal dans la rate, la moelle des os, etc. De pareilles formes

ont été signalées par les botanistes (Prilleux) dans les cellules des plantes cultivées sous des conditions particulières.

Nous verrons que la division de la cellule qui présente de pareils noyaux n'a rien d'absolument spécial et que la division du noyau lui-même se ramène aux processus simples de la division ordinaire.

Nous serons amenés à considérer ces formes compliquées comme de véritables unités nucléaires susceptibles de division ultérieure.

Toute la complication apparente dans les modes de division provient justement du fait que les processus ordinaires s'appliquent à des noyaux compliqués. — Cette étude nous amènera tout naturellement à la question de la multiplicité des modes de division du noyau.

Arnold [1] est l'un des auteurs qui s'est le plus occupé de la question du noyau, envisagée à ce point de vue.

Il a étudié les tissus normaux et aussi les tissus pathologiques.

Comme conclusions de nombreux et remarquables travaux, il veut distinguer quatre modes de division du noyau :

1° *Segmentation directe.* — Elle est caractérisée par ce fait que le plan de division du noyau passe par le plan équatorial et que les noyaux-filles sont égaux : elle est directe parce qu'il n'y a ni accroissement ni changement de disposition dans la substance chromatique du noyau.

2° *Segmentation indirecte ou karyokinèse.* — La division se produit encore suivant le plan équatorial (plaque équatoriale), mais elle est compliquée de phénomènes karyokinétiques.

3° *Fragmentation directe.* — Elle est caractérisée par ce fait que les plans de division sont quelconques, peuvent être multiples, les noyaux-filles sont le plus souvent inégaux.

4° *Fragmentation indirecte.* — C'est le mode de division précédent avec phénomènes karyokinétiques.

Arnold distingue donc deux grandes classes :

La segmentation.

La fragmentation.

1. J. Arnold, 1° *Ueber feinere Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen* (*Virchow's Archiv.*, 1879, t. LXXVII); — 2° *Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes.* (*Virchow's, Archiv.*, 1883, t. XCIII); — 3° *Weitere Beobachtungen* (*Ebend.*, 1884, t. XCVII); — 4° *Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen.* (*Ebend.*, t. XCVIII); — 5° *Weitere Mittheilungen über Kern und Zelltheilungen in der Milz.* (*Archiv. f. mit. Anatomie*, 1888, Bd. 31); — 6° *Ueber Theilung der Wanderzellen.* (*Ebend.*, 1887, t. XXX).

Pour établir sa *segmentation*, il compare l'arrangement équatorial des bâtonnets chromatiques dans la karyokinèse au plan de division équatorial de la division directe ordinaire; il réunit les deux processus sous la même dénomination, parce que les deux noyaux-filles sont égaux.

Dans la *fragmentation* rentrent, pour lui, toutes les divisions qui n'ont pas lieu suivant le plan équatorial, inégales par conséquent.

Dans les deux cas, il distingue une division directe et indirecte ou karyokinétique. Pour lui, l'essence du processus karyokinétique semble consister dans une augmentation de la chromatine et l'apparition de corpuscules et d'anses chromatiques plus nombreux et plus apparents [1]. C'est là-dessus qu'il établit la réalité d'une fragmentation indirecte, comparable à la segmentation indirecte ou karyokinèse.

Denys [2], qui a étudié les grandes cellules de la moelle osseuse du lapin, n'admet pas la fragmentation mitotique d'Arnold. Il croit ou à une division directe sans augmentation de la chromatine ou à une mitose vraie.

Cornil [3], dans un mémoire sur l'inflammation de la moelle osseuse, dit aussi ne pas avoir constaté le mode de division décrit par Arnold sous le nom de fragmentation indirecte. — Il ne semble pas dans ce travail absolument convaincu de l'existence de la division directe dans les cellules de la moelle. Il considère toutes les formes de noyaux composés qui vont nous occuper, comme des noyaux au repos et cela parce que dans ce mémoire il n'a en vue que le seul processus karyokinétique. Schottländer [4] semble disposé à admettre le mode de division décrit par Arnold (fragmentation indirecte), mais il ne dit que quelques mots sur cette question, la réservant pour un mémoire ultérieur.

Pourtant, d'après une figure qu'il donne, il semblerait vouloir considérer les noyaux en bague Fig. 10, 11. Pl, I, comme repré-

1. *Wenn karyokinetische Erscheinungen bei der Fragmentirung gefunden werden, so bezieht sich dass aufeine Vermehrung der chromatischen Substanz, auf das Auftreten von chromatischen Schleifen und körnern in grösserer Deutlichkeit und Zahl*, d'après Waldeyer, page 43. *Archiv. f. mikrosk. Anatomie* (1888, Bd. 32).

2. Denys, 1° *La cytodiérèse des cellules géantes* (*La cellule*, t. II, S. 245, 1886); — 2° *Quelques remarques sur la division des cellules géantes* (*Anat. Anzeiger*, 1888).

3. Cornil, *Multiplication des cellules de la moelle des os.* (*Archives de Physiologie*, 1887.)

4. Schottländer, *Ueber Kern und Zelltheilungsvorgänge in den Endothel der entzündeten Hornhaut.* (*Archiv. f. mik. Anatomie*, 1888.)

sentant dans la fragmentation indirecte, l'étoile mère de la segmentation indirecte.

« In ersten Augenblick Fig. 22 imponirt durch-aus als die Polansicht eines Muttersterns der typischen Mitose. »

Tous les auteurs sont donc loin d'être d'accord sur l'interprétation des figures qui vont nous occuper et sur la division des cellules à noyaux composés.

Dans les tumeurs épithéliales, la structure fibrillaire du protoplasma de la cellule, et la netteté des contours cellulaires rendent l'étude des modes de division beaucoup plus facile. — De plus, grâce à la rapidité du développement, les cellules à noyaux bourgeonnants en voie de division se présentent en grand nombre.

Un premier point me paraît important à noter : dans les tumeurs épithéliales, à cause de la fixité du type cellulaire, il est évident que toutes les formes du noyau, les plus irrégulières et les plus compliquées, ont eu pour point de départ un noyau simple. — C'est de l'évolution de ce noyau, placé dans des conditions différentes, que proviennent toutes les formations que l'on peut rencontrer.

Deux cas peuvent se présenter.

1° La cellule suit la division du noyau : il en résulte deux nouvelles cellules à noyau simple.

2° Le noyau bourgeonne et se segmente dans l'intérieur de la cellule : il en résulte une cellule à noyau bourgeonnant ou multilobé. Dans ce dernier cas la division du noyau est purement morphologique, chacune des parties du noyau composé n'a nullement la valeur d'une unité nucléaire : c'est là une distinction très importante à établir pour comprendre la division ultérieure de la cellule qui présente de pareils noyaux.

Prenons d'abord le cas le plus simple.

I. — *Le noyau et la cellule se divisent en même temps. — Différents modes de division du noyau simple.*

Nous appellerons noyau simple, le noyau rond, elliptique ou ovalaire, présentant une membrane ou une apparence de membrane continue, un réticulum chromatique à filaments plus ou moins épais, réunis par des anastomoses plus fines, un nucléole et le suc nucléaire contenu dans les mailles du reticulum. Ce noyau peut être plus ou moins riche en chromatine. Il peut se diviser, semble-t-il, de plusieurs façons.

On a voulu distinguer une division directe et une division indirecte.

1° *Division directe.* — On a appelé division directe, le mode de division dans lequel la figure du noyau se divise en totalité, et où il ne semble pas y avoir de phase intermédiaire entre les deux états de repos du noyau-mère et des noyaux-filles.

Cette division directe peut être obtenue :

a. *Par segmentation.* — Dans ce processus, il se forme un pli médian qui paraît s'invaginer (Pl. I, fig. 2). Le nucléole, quand il existe, subit, lui aussi, la division, il s'étire en bissac; la paroi du noyau s'invagine de plus en plus et le pli ainsi formé vient passer par la partie étranglée du nucléole qui arrive à une division complète. La segmentation se produit toujours dans un plan qui passe par l'intervalle de deux nucléoles (Fig. 2, 3, 4, 5, Pl. I).

Dans le cas que nous venons de choisir le plan de segmentation passe exactement par le plan équatorial; la division est égale. — *C'est la segmentation directe d'Arnold.* — Segmentation régulière.

Mais le noyau, tout en suivant un processus identique, peut se diviser suivant des plans quelconques; plusieurs portions du noyau peuvent se diviser en même temps, les parties divisées contenant chacune un nucléole peuvent être égales ou inégales. — C'est là ce qu'Arnold veut appeler *Fragmentation directe.*

Le seul fait d'une irrégularité dans les plans de division est-il assez essentiel pour baser là-dessus l'existence de deux grandes classes de division? on pourrait le discuter. D'ailleurs, comme le fait remarquer Waldeyer, ce mot de *Fragmentation* a été employé dans différents sens. Van Beneden l'applique à la segmentation directe ordinaire. Strasbürger l'a employé comme synonyme de destruction du noyau.

b. — Un autre mode de division directe est la division par étirement des parties du noyau ou bourgeonnement. — Ranvier définit ainsi ce processus dans les cellules lymphatiques de l'Axolott : « Allongement et division des nucléoles, — allongement et bourgeonnement des noyaux, chacun des bourgeons prenant un nucléole distinct, et se séparant par étirement de la masse nucléaire qui l'a produit. » — Les figures 17, 18, Pl. I, donnent des exemples de ce mode de division dans nos tumeurs. — Nous verrons que cet étirement joue un grand rôle dans la division des noyaux composés.

2° *Division indirecte.* — Par définition et dans son sens le plus général division indirecte désigne toute division du noyau qui comporte des phases intermédiaires, des modifications dans la structure du noyau, au moment de sa division. La karyokinèse doit en être considérée comme un des termes les plus différenciés. — Généralement, on confond ces deux termes et l'on considère les deux expressions division indirecte et karyokinèse comme synonymes.

Je ne décrirai pas ici le processus karyokinétique si bien étudié dans ces derniers temps. Les beaux travaux de Flemming, Strasbürger, Guignard ont élucidé, à peu près complètement, la série des stades que parcourt le noyau avant d'arriver à la constitution des noyaux-filles. — D'ailleurs, on doit admettre que ce processus karyokinétique n'est pas toujours identique à lui-même. On a signalé de nombreuses déviations de la mitose typique. Tel ou tel stade peut manquer. La membrane du noyau peut persister jusqu'à la fin de la division et le processus mitotique se passer dans le cadre d'une figure qui se divise dans son ensemble d'une manière amitotique (Waldeyer).

II. — *La division cellulaire ne suit pas la division du noyau. Noyaux composés.*

Il m'a paru utile de bien préciser les modes connus de la division du noyau simple avant de passer à l'étude des noyaux composés que l'on trouve en si grand nombre dans certaines tumeurs épithéliales.

Leur origine. — Dans les différents cas de division que nous venons de passer en revue, nous avons supposé que la division cellulaire suit toujours la division du noyau. Mais il peut arriver que la cellule ne se divise pas, tandis que le noyau se développe et s'accroît par lobulation dans son intérieur. Dans les tumeurs épithéliales, cette origine n'est pas douteuse et l'on peut voir tous les intermédiaires entre les cellules à noyau simple et les cellules à noyaux les plus compliqués, quelquefois avec des dimensions énormes. (Fig. 7, 8, 9, 15, 16, Pl. I, Phot. 5, aa', Pl. II.)

Tantôt on a un noyau à deux lobes ou à plusieurs lobes, tantôt ce sont de simples bourgeons du noyau principal, tantôt le noyau est constitué par une multitude de petites vésicules (Fig. 12, 13, Pl. I). Suivant que la lobulation complète ou incomplète s'est produite dans tel ou tel sens, ou dans plusieurs sens à la fois, on a des

noyaux en croissant, en bague, etc. Souvent toute la surface du noyau se couvre de bourgeons nucléaires (Fig. 14). Toutes les formes peuvent se rencontrer et il est impossible d'y voir une régularité quelconque. Quand la figure nucléaire est constituée par une multitude de petites vésicules nucléaires (Fig. 13), on dirait une cellule géante; mais il ne faut pas confondre de pareilles cellules avec les cellules géantes que l'on rencontre dans certains processus infectieux, ou dans certains types de sarcome : celles-ci ont probablement une toute autre origine.

Cornil décrit identiquement les mêmes formes nucléaires et il ajoute : « Dans toutes ces figures, la substance du noyau est claire et ne se colore pas. C'est là ce qui caractérise l'état de repos du noyau. »

Arnold s'occupe évidemment de figures semblables. Il semble vouloir attacher une grande importance aux noyaux en bague, et croit que les espaces clairs délimités par de pareils noyaux (Fig. 10, 11) sont des espaces nucléaires traversés par des filaments nucléaires. Il semble pourtant que ce sont là des portions protoplasmiques. Arnold reproche à Cornil le fait de considérer ces formes de noyaux comme des noyaux au repos. Il croit que cette interprétation n'est pas admissible si l'on considère les phénomènes d'étranglement qui s'y passent. Il dit que la genèse et l'apparition de ces formes restent obscures.

Pour nous, ces noyaux multilobés représenteront donc un simple mode d'accroissement du noyau, chacun des lobes formé ne constituant pas une unité nucléaire, parce que la division cellulaire ne suit pas la lobulation du noyau.

La cellule qui contient de pareils noyaux peut subir des sorts différents. — Il peut arriver qu'elle ne se divise plus, et alors ces noyaux enormes sont appelés à disparaître. — Ils deviennent de plus en plus vésiculeux, le réseau chromatique semble se résorber, il se forme des corps irréguliers, dans leur intérieur, dont la véritable nature est difficile à déterminer, et qui se colorent intensivement par la safranine. (Fig. 15, 16, Pl. I.)

Division de la cellule à noyaux multilobés. — Dans d'autres cas, la cellule est appelée à un développement ultérieur. La division a pour point de départ un noyau composé. De là une certaine complexité.

Comment se produit alors la division du noyau? Je vais décrire simplement l'ensemble des figures que j'ai pu remarquer.

1° *Formation de deux nouvelles cellules aux dépens d'une cellule à noyaux multilobés.* — Quelquefois, sans que le noyau paraisse présenter aucune modification, il se produit un étranglement qui divise en deux toute la figure du noyau. Ce dernier reste clair et peu coloré. Chacun des deux nouveaux noyaux est constitué par un ensemble de lobes du noyau primitif (Fig. 21, Pl. I). Arnold (Fig. 80, Pl. XXVII, *Archiv. f. mik. Anatomie*, 1888) donne une figure semblable dans la rate de souris blanche.

Les figures 20, 22, Pl. I, montrent encore une division d'un noyau composé en deux noyaux-filles; ici le noyau était constitué par une foule de petites vésicules, étirées dans deux sens. Chaque vésicule était très chromatique et l'ensemble de la figure était très coloré; il est évident que le noyau était surchargé de chromatine, qui y était disposée sous forme de petits grains très serrés et très nets.

2° *Formation de plusieurs cellules. — Division directe multipolaire.* — Dans d'autres cas il se forme plusieurs nouvelles cellules. — La fig. 24, Pl. I, nous montre une division en trois; la figure nucléaire à trois branches provient évidemment d'un noyau primitivement trilobé. — Chacun des lobes s'est étiré individuellement et chaque nouveau noyau est formé par la réunion de deux moitiés des lobes primitifs du noyau-mère.

Les figures 23 à 29, Pl. I, montrent différents exemples de division directe multipolaire. — Toute la masse du noyau se divise en même temps et très régulièrement en 3, 4 ou 5 noyaux-filles correspondant à autant de nouvelles cellules. (Fig. 23. Pl. I et Pl. II).

On voit dans chaque cellule-fille de petites vésicules renflées, très chromatiques, en relation par des étranglements très fins avec des vésicules correspondantes dans les cellules-sœurs. — Chaque cellule présente un nombre variable de ces vésicules.

Dans tous les cas, la division du corps de la cellule était très nette et différenciait ces noyaux en voie de division des simples noyaux bourgeonnants.

Il faut bien se garder de confondre de pareilles figures avec les stades de la karyokinèse multipolaire, l'aspect est tout différent; l'examen des planches le montre suffisamment. Dans la phot. 1, Pl. II, on voit en c une figure de division directe et en b une de karyokinèse multipolaire.

Comment interpréter de pareilles figures de division? Doit-on y voir ce qu'Arnold a voulu appeler fragmentation indirecte? — Pour

ma part, je ne vois pas la nécessité de créer une classe particulière. Ces figures, toutes singulières qu'elles puissent paraître, ne semblent représenter que le processus d'étirement ou de bourgeonnement s'appliquant à des noyaux compliqués. Entre les figures de noyaux multilobés, 7, 8, 9 à 13, représentant une unité nucléaire et les figures de division en question, je n'ai jamais pu voir de stade intermédiaire. Toutes les figures de division multiple que l'on peut rencontrer varient suivant la structure plus ou moins complexe du noyau composé qui a été le point de départ de la division. Le point important sur lequel on doit surtout insister, c'est que dans toutes ces figures, la division du noyau qui mène à la division cellulaire ne suit pas du tout la lobulation première du noyau composé. En d'autres termes cette lobulation primitive du noyau ne signifie pas à mon avis une division du noyau : c'est une division purement morphologique : la preuve en est dans ce fait qu'au moment de la division cellulaire, tout l'ensemble du noyau composé se comporte comme un noyau simple :

1° De même que dans le noyau simple, toute la figure du noyau bourgeonnant peut se diviser en deux par une véritable segmentation directe.

La fig. 21 en est un exemple.

2° L'ensemble des vésicules ou lobes du noyau composé peuvent s'étirer en même temps pour donner naissance à deux nouvelles cellules à noyau composé (Fig 20, 22).

3° Le noyau composé peut se diviser par le même procédé d'étirement en 3, 4, 5 noyaux-filles. C'est de la division directe *multipolaire* (Fig 23 à 29).

4° Le noyau composé peut se diviser aussi suivant le processus karyokinétique et alors c'est ce que l'on a appelé *karyokinèse multipolaire* (KARYOKINESE MULTIPOLARE). Arnold [1], Martin [2], Cornil [3], Siegenbeck, von Henckelom ont signalé de pareilles figures de division karyokinétique dans différents tissus.

Schottländer a très bien étudié ce processus dans l'épithélium de la cornée [4].

1. Arnold, *Beobachtungen über Kerntheilungen* (*Wirchow's Archiv.* Bd. 78, 1879).
2. Martin, *Zur Kenntniss. der indirecte Kerntheilungen* (*Virchow.* Bd. 86, 1881).
3. Cornil, *Sur un procédé de division indirecte par trois* (*Archiv. de Physiologie,* 1886).
4. Schottländer, *loc. cit.*

Hansemann tout dernièrement l'a décrit dans diverses tumeurs[1]. Ce sont les mêmes figures de division que nous avons retrouvées dans beaucoup de nos cellules épithéliales à noyaux bourgeonnants. — Ce point spécial a déjà fait l'objet d'une communication à la Société de Biologie (*Archives*, 1890, janvier).

Les noyaux multilobés semblent se diviser toujours par ce procédé lorsque la division se produit par karyokinèse. En effet, la dimension de ces noyaux et la quantité de chromatine qu'ils contiennent supposent la nécessité d'une multiplicité des pôles de division; nous avons vu qu'il en était de même lorsque la division se passe suivant le mode direct.

Dans un premier stade, on voit la chromatine se concentrer sur certains points, les bâtonnets ou les corpuscules apparaissent avec plus de netteté, la disposition générale des corpuscules chromatiques semble suivre la lobulation première du noyau composé; on peut très bien distinguer les contours du noyau, Fig. 30, 31, Pl. I.

Plus tard, la figure du noyau semble disparaître et les corpuscules chromatiques s'orientent suivant certains plans. Leur ensemble forme ces figures à 3, 4 ou plusieurs branches, décrites par tous les auteurs.

Tantôt ce sont deux plaques équatoriales qui se coupent à angle droit; tantôt la figure du noyau est à trois branches; tantôt elle présente une complexité très grande, Fig. 32 à 36, Pl. I.

A ce stade-là, les fuseaux chromatiques ont déjà fait leur apparition. Ils s'irradient sur les éléments de la plaque équatoriale en partant de divers sommets placés sur la bisectrice des angles dièdres formés par l'intersection des diverses plaques équatoriales. J'ai pu distinguer jusqu'à 6 sommets correspondant à autant de noyaux-filles.

Plus tard, les éléments de la plaque se divisent et les segments secondaires marchent vers les pôles, Fig. 37, Pl. I. Quand les bâtonnets sont de nouveau réunis aux pôles on a les figures 38 à 40, Pl. I.

Enfin la division cellulaire survient et les noyaux-filles se constituent, Fig. 41.

Somme toute, c'est le processus karyokinétique ordinaire compliqué par la multiplicité des centres. La division égale d'un noyau-mère en trois, quatre ou un plus grand nombre de noyaux-filles est obtenue par le processus karyokinétique.

1. Hansemann, *Archiv. de Virchow* (1881).

C'est là ce qu'on a appelé karyokinèse multipolaire. Que devons-nous conclure maintenant de toutes les figures de division que nous venons de passer en revue?

1° Qu'il y a un type cellulaire à noyau composé, aussi bien qu'un type cellulaire à noyau simple.

2° Que ces noyaux composés résultent d'un processus d'hyperplasie du noyau dans l'intérieur d'une cellule qui ne se divise pas.

3° Que la division cellulaire peut avoir pour point de départ un noyau composé aussi bien qu'un noyau simple.

4° Que les noyaux composés suivent au fond les mêmes processus de division que les noyaux simples.

Il me semble qu'on doit distinguer deux grandes catégories dans l'ensemble des figures de division.

1° D'un côté, toutes celles où la membrane du noyau persiste pendant la division, où le noyau se divise en totalité *par segmentation* ou *étirement*, où la disposition de la chromatine est quelconque, c'est la division appelée directe.

2° D'autre part toutes les figures de division caractérisées par l'arrangement équatorial de la chromatine, la disparition de la figure du noyau, l'apparition du fuseau, etc. : c'est le processus karyokinétique, ordinaire lorsqu'il s'applique à un noyau simple ; multipolaire, lorsqu'il s'applique à un noyau composé, Fig. 30 à 40, Pl. I.

A un point de vue théorique, on peut se demander avec Waldeyer [1] si la division du noyau présente bien des différences essentielles dans les deux cas. « Y a-t-il deux formes différentes de la division qui ne présentent pas de stades intermédiaires et n'y a-t-il pas une seule forme fondamentale qui, comme tous les phénomènes organiques plus ou moins compliqués, se change différemment sous des conditions différentes? »

Cet auteur fait remarquer, dans son remarquable mémoire sur la karyokinèse, que la substance du noyau ne doit pas se réduire à la chromatine dans la mitose, puisqu'on retrouve, au moment de la reconstitution des noyaux-filles, la substance achromatique du noyau déjà divisé. Il cite la division du noyau des Spyrogira où la membrane du noyau persiste pendant la plus grande partie de la division, la division du noyau de certains Protozoaires où cette

1. Waldeyer, *Ueber Karyokinese* (*Archiv. f. mik. Anatomie*, 1886. Bd. 32).

membrane persiste jusqu'à la fin. D'une manière générale, Waldeyer semble disposé à admettre, et peut-être non sans raison, que le processus karyokinétique se passe dans le cadre d'une figure qui se divise dans son ensemble d'une manière amitotique ou directe.

Mais c'est là un point de vue encore purement théorique. De plus, je ne puis pas suivre Waldeyer lorsqu'il invoque à l'appui de sa thèse les faits décrits par Arnold sous le nom de *Fragmentation karyokinétique*. Nous venons de voir que les figures décrites par Arnold, sous ce nom, se réduisent en somme à des divisions plus ou moins complexes de noyaux composés. Qu'il y ait augmentation de la chromatine au moment de la division : le fait est vrai dans beaucoup de cas ; mais doit-on faire consister le processus karyokinétique dans cette simple augmentation de la chromatine? Je ne le crois pas. Les noyaux en voie de dégénérescence deviennent vésiculeux, perdent leur chromatine (Fig. 15-16, Pl. I), tandis que les noyaux appelés à une division prochaine deviennent très riches : et la division peut se produire, soit par division directe, soit par karyokinèse.

Puisqu'on ne trouve pas dans les figures de division en question, la segmentation transversale du filament, l'arrangement équatorial, l'apparition du fuseau, etc., nous continuerons à les considérer comme des figures de division directe. Leur complexité provient du fait que la division s'applique à des noyaux complexes.

Nous distinguerons donc :

1° Une division directe multipolaire;

2° Une division karyokinétique multipolaire.

Tout récemment M. le professeur Cornil a étudié le même sujet dans un mémoire sur le « Mode de multiplication des noyaux et des cellules dans l'Épithélioma » (*Journal de l'Anatomie*, mars 1891).

Il croit que les divisions indirectes pluripolaires aboutissent le plus ordinairement à la formation de cellules géantes à noyaux multiples.

Pour lui, les noyaux composés seraient le résultat de divisions multipolaires n'aboutissant pas à la division cellulaire. Pour nous, les noyaux composés sont au contraire le point de départ et non le résultat de pareilles divisions.

Nous avons expliqué longuement l'origine de ces noyaux multiples, et suivi toute leur évolution. Les exemples de formation de jeunes cellules par division multipolaire abondent dans nos préparations.

Formations cellulaires endogènes. — M. Cornil insiste beaucoup sur les formations endogènes dans l'épithélioma. Ce mode de formation cellulaire est en effet très fréquent dans les tumeurs épithéliales.

J'ai appelé l'attention sur ce processus dans un mémoire sur les Pseudo-coccidies de l'Épithélioma (*Archives de médecine expérimentale*, novembre 1890). Je m'exprimais ainsi : « Évidemment, l'hypothèse parasitaire mise à part, on ne peut expliquer ces formes intracellulaires, que par une formation endogène de cellules : une partie du noyau s'isole, s'entoure d'une masse protoplasmique propre dans la cellule mère, etc. » (Phot. 2, Pl. II, et fig. 42, 43, Pl. I.)

Depuis, j'ai étudié de plus près cette question des formations cellulaires endogènes, parce que je crois que c'est là le point important et la principale origine de beaucoup de formes décrites comme coccidies. M. Cornil a très bien mis ce point en lumière dans son remarquable mémoire. Rien de plus étrange au premier abord que ces formes cellulaires parfaitement sphériques, libres dans le tissu ou encore incluses dans les cellules.

L'interprétation de ces figures devient encore plus difficile lorsque, prises par la dégénération, elles ne présentent plus la structure caractéristique des cellules épithéliales avec le noyau central, et une masse protoplasmique reliée à la paroi par de fins tractus. Ce sont alors ou bien des coques vides, ou bien de petites sphères à parois très nettes contenant dans leur intérieur une masse qui se colore très fortement par les couleurs d'aniline.

Inclusions cellulaires dans le noyau. — Je suis arrivé à me convaincre qu'il existe un processus dans lequel la jeune cellule prend naissance de toutes pièces dans l'intérieur du noyau.

Un épithélioma de l'oreille m'a permis de très bien étudier ce mode de formation.

Les photographies 3, 4, 6, 7, 9, 10 et 11 proviennent de cette tumeur. Elles n'ont subi aucune retouche, et peuvent par conséquent être considérées comme la reproduction exacte des préparations.

La photographie 3 montre dans l'intérieur d'un noyau *a*, très hypertrophié, un jeune noyau entouré d'une mince zone protoplasmique et une membrane indiquant déjà une formation cellulaire indépendante.

La photographie 4 montre en *a*, un énorme noyau entaillé et la jeune cellule presque libre, il existe de fins prolongements proto-

plasmiques à peine indiqués dans la photographie. Le noyau énorme qui contenait la jeune cellule est en voie de désintégration.

Ailleurs, photographies 6, 7, 9, 11, etc., en *a*, *a*, on voit de jeunes cellules libres sphériques le plus souvent dans le voisinage d'énormes noyaux très hypertrophiés.

Par beaucoup de points, ces figures ressemblent à ce qu'a observé M. Steinhans [1], dans l'épithélium intestinal de la Salamandre. C'est ce qu'il a appelé *gemmation* indirecte : « Les noyaux de la gemmation indirecte semblent remplacer les vieux noyaux qui se désintègrent ».

Est-ce une portion de la chromatine qui s'isole? sont-ce des nucléoles qui se conjuguent? Toutes sont les hypothèses permises. Quoi qu'il en soit, le fait m'a paru assez intéressant pour être signalé dans les Épithéliomas. Ici, il acquiert une certaine importance à cause des singulières apparences que peuvent revêtir ces cellules. Elles pourraient peut-être en imposer pour des parasites et des coccidies.

Explication des planches IX et X.

Planche IX.

Fig. 1 à 6. — Différents stades de la lobulation du noyau.
Fig. 7, 8, 9. — Noyaux composés.
Fig. 10, 11. — Noyaux en bague.
Fig. 12, 13, 14. — Noyaux mûriformes. Le noyau est constitué par une multitude de petites vésicules.
Fig. 14. — Le noyau montre une série de bourgeons nucléaires à la périphérie d'une grosse masse centrale.
Fig. 15, 16. — Noyaux en voie de dégénération. Les nucléoles deviennent énormes, le réseau chromatique disparaît.
Fig. 17, 18, 19. — Divisions par étirement d'un noyau simple aboutissant à la division cellulaire.
Fig. 21. — Division d'une cellule à noyau bourgeonnant par simple segmentation. Formation de 2 cellules.
Fig. 20, 22. — Les vésicules qui constituaient le noyau composé primitif se divisent en deux groupes, pour donner naissance à 2 nouvelles cellules.
Fig. 23. — Formation de plusieurs cellules par le même procédé que ci-dessus.
Cette figure est celle qui a été photographiée, Pl. II fig. I C.
Fig. 24 à 29. — Formes plus ou moins complexes de la division directe multipolaire.
Fig. 30 à 41. — Différents stades de la karyokinèse multipolaire par 3, 4 et 6.
Fig. 42 à 44. — Formation cellulaire endogène par isolement d'une portion nucléaire.

Planche X.

La planche est la reproduction phototypique de photographies microscopiques. Ces photographies n'ont subi aucune espèce de retouche; elles sont la reproduction fidèle des préparations.
Fig. 1. — *a*. Karyokinèse ordinaire; — *b*, Karyokinèse multipolaire; *c*, division directe multipolaire; c'est le noyau dessiné dans la planche I, 23.
Fig. 2. — *a*. Formation cellulaire endogène.
Fig. 3. — *a*. Un noyau hypertrophié contient une jeune cellule.
Fig. 4. — *a*. Le vieux noyau est en voie de dégénération; on voit la jeune cellule qui semble sortir de son intérieur.
Fig. 6, 7. — *a*. Jeunes cellules sphériques au voisinage d'énormes noyaux.
Fig. 7. — *a a'*. Noyaux composés; *b*, figure de karyokinèse multipolaire.
Fig. 8. — *a' a'' a''' a''''*. 4 figures de la karyokinèse multipolaire, réunies en un même point.
Fig. 9. — *a*. Un gros noyau entaillé contient une cellule dans l'intérieur de laquelle se forme une nouvelle cellule; c'est un véritable emboîtement.
Fig. 10. — *a*, *b*. Jeunes cellules libres dans le tissu.
Fig. 11. — *c*. Gros noyau hypertrophié.

1. Steinhans, *Métamorphose et gemmation indirecte du noyau*. (*Archiv. de Physiologie*, 1888, t. II.)

CINQUIÈME CONTRIBUTION A L'HISTOIRE DES PÉRIDINIENS [1]

PERIDINIUM PSEUDONOCTILUCA POUCHET

Par G. POUCHET

(Planche XI.)

A Monsieur Bütschli.

« Monsieur et honoré confrère,

« Nous ne sommes pas d'accord [2] sur les rapports intimes existant entre les Péridiniens et les Cystoflagellés, en particulier Noctiluca miliaris. Permettez-moi de vous dédier ce court travail.

« G. POUCHET. »

C'est pendant l'été de 1884 que nous avons découvert dans les pêches au filet fin faites en baie de Concarneau le Péridinien muni d'un tentacule auquel nous avons donné le nom de Gymnodinium pseudonoctiluca [3].

1. Voyez *Contribution à l'histoire des Cilio-flagellés,* ce *Journal*, 1884. — *Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins, Ibid.*, janvier-février 1885. — *Troisième contribution à l'histoire des Péridiniens, Ibid.*, novembre-décembre 1885. — *Quatrième contribution à l'histoire des Péridiniens, Ibid.*, mars-avril 1887.

2. Voyez Bütschli, *Einige Bemerkungen u. s. w.. Morphol. Jahrbuch.* Bd. X, 1885, p. 529, et *Protozoa, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.* 1883-7, Bd. I, p. 1081.

3. Voyez *Nouvelle contribution, etc.*, ce *Journal*, janvier-février 1885. Nos observations ont été très bien résumées par Bütschli dans *Bronn's Kl. u. Ord.* Bd. I, p. 1070. Nous ferons toutefois remarquer que Bütschli donne comme positivement successifs divers états dont nous avions simplement dit qu'*on pouvait* les regarder comme successifs. En réalité, admettant même que ces divers états marquent les étapes d'une évolution nécessaire de l'individu, notre ignorance aujourd'hui sur le devenir des Péridiniens, de tous les Péridiniens sans exception, est telle, que nous ne pouvons pas même préjuger la succession dans un sens ou dans l'autre, des différents états sous lesquels

Nous n'avions pu observer à cette époque qu'un seul individu ayant le tentacule analogue à celui des Noctiluques bien développé. Et même depuis lors, malgré de très nombreux examens, chaque année de la faune pélagique à Concarneau, nous n'avions point revu G. pseudonoctiluca. Le fait n'avait d'ailleurs rien d'anormal et un très grand nombre d'êtres pélagiques, non seulement microscopiques, peuvent ainsi sortir du domaine de l'observation pour un temps plus ou moins long.

L'examen de pêches pélagiques pratiquées aux îles Feroë nous a remis en présence de G. pseudonoctiluca. Pendant plusieurs jours de suite, nous avons pu observer un grand nombre d'individus, dans des conditions variées, et même garder l'être en culture et le voir se multiplier.

Les pêches ont été faites à Thorshaven dans des conditions satisfaisantes, dans une eau très claire, sans cesse renouvelée par les courants d'une grande violence et de direction inverse que produit chaque marée. Cette eau est de coloration verte. Ce caractère indique déjà que les végétaux y dominent, en particulier diverses espèces de Rhizosolenia. Les Péridiniens, au moins certaines espèces, s'y sont montrés également très abondants. Remarquons de suite que nous n'avons jamais noté la présence d'une seule Noctiluque ni de Pyrocystis noctiluca Wy. Th. — Au contraire presque chaque jour dans ces pêches, du 12 au 24 août 1890, s'est offert à nous G. pseudonoctiluca, tantôt avec et tantôt sans tentacule. Sans revenir sur la description déjà donnée par nous de G. pseudonoctiluca, nous nous bornerons à la compléter sur certains détails. Dans son apparence la plus commune l'être mesure 175 à 200 μ de long sur 75 à 80 μ de large. Il a la forme caractéristique des Péridiniens. L'extrémité orale (d'après la nomenclature que nous avons adoptée pour des raisons exposées ailleurs) présente deux éminences ici assez peu asymétriques, tandis que l'asymétrie reste nettement accusée par les deux extrémités du sillon circulaire. Celui-ci est placé vers les 2/3 postérieurs du corps, les deux flagella peuvent exister avec leur position et leur direction normales.

Le sillon longitudinal ou ventral est fortement accusé et se pro-

Gymnod. psnoct. s'est présenté à nous, de même qu'une Noctiluque dépourvue de tentacule peut représenter si elle ne représente toujours un état évolutif plus avancé que l'être portant cet appendice pourtant si complexe. (Voy. Pouchet, *Contribution à l'histoire des Noctiluques*, ce *Journal*, mars-avril 1890.)

longe très loin sur l'éminence conique qui constitue l'extrémité postérieure. La coupe transversale de l'être est nettement réniforme. Quand on l'examine dans la direction de son grand axe, on voit de plus que le corps présente des cannelures longitudinales peu profondes, au nombre de 8 à 12, séparées par des arêtes très fines.

Les mouvements sont ceux des Péridiniens.

La constitution interne de l'être offre les caractères que nous avons déjà signalés et qui s'éloignent notablement de ce qu'on observe chez beaucoup de Péridiniens, pour présenter au contraire une frappante analogie avec les Noctiluques d'une part et Pyrocystis [1] et les Diatomées de l'autre. G. pseudonoctiluca se rapproche en effet de ces derniers par la disposition de ses leucites fusiformes de coloration verdâtre, englobés dans un cytoplasme hyalin dont la masse principale avoisine le noyau et rayonne jusqu'à la périphérie à travers un fluide cellulaire abondant. La présence et la disposition de ces leucites permet toujours de reconnaître à première vue G. pseudonoctiluca.

La limite externe de l'être paraît constituée comme chez les Noctiluques par une cuticule vivante [1] très fine doublée d'une couche de cytoplasme granuleux [2], doublé sans doute lui-même par le cytoplasme hyalin, comme semble l'indiquer la présence çà et là de quelques leucites verdâtres et de quelques gouttes réfringentes.

De la masse centrale avoisinant le noyau partent des filaments qui méritent plutôt le nom de colonnes; ils vont rejoindre le cytoplasme granuleux de la périphérie et probablement s'étendre audessous de lui. Ce cytoplasme hyalin contient : 1° les leucites colorés et fusiformes dont le grand axe se dispose dans la direction même des tractus; 2° des gouttelettes très réfringentes.

Le centre, avoisinant le noyau, d'où partent ces tractus, a un aspect particulier et semble présenter des granulations foncées, uniformes, rapprochées, formant là un amas d'ailleurs mal limité.

Il semble qu'une des lacunes occupée par le suc cellulaire soit plus constante et généralement plus volumineuse que les autres. Elle est toujours placée vers la région aborale de l'être.

Le noyau sphérique partage avec celui des Noctiluques cette particularité de ne présenter aucun filament nucléaire.

1. Voyez *Contribution à l'histoire des Noctiluques*, ce *Journal*, mars-avril 1890.
2. Comparez ce qui existe chez la Noctiluque.

Sur un individu traité par le picrocarmin, dont le corps s'est rompu et a laissé échapper le noyau, celui-ci offre trois nucléoles volumineux sphériques [1].

En avant du noyau, vers l'extrémité orale par conséquent, se montre le plus souvent un corpuscule que nous avons déjà signalé, mesurant 4 à 5 μ de diamètre, irrégulier, brun et paraissant dans certains cas appliqué sur un petit globe transparent d'une substance réfringente. L'existence de ce corpuscule, sans doute résiduel, est très générale. Sa couleur rousse semble appartenir à la gamme de la diatomine. L'acide osmique colore en brun les leucites verdâtres et après l'action de ce réactif certaines parties du cytoplasme se colorent en rose sous l'influence de picrocarmin (voy. fig. 6). On peut observer en même temps dans le cytoplasme à côté de ces substances colorées soit en brun soit en rose, d'autres corps définis qui restent absolument incolores. Ils ont la forme de sphères, se sectionnent facilement et sont complètement hyalins, très peu réfringents. L'exiguïté des matériaux dont nous disposions, ne nous a pas permis de pousser plus loin l'étude de ces substances très variées — comme c'est le cas pour beaucoup de Péridiniens — existant dans le cytoplasme de G. pseudonoctiluca.

Les individus présentant un tentacule ont été loin de composer la majorité de ceux que nous avons observés. Toutefois ils se sont présentés assez nombreux; mais leur forme, comme nous l'avions indiqué, est alors irrégulière. Ils sont en général comprimés, le côté droit plus ou moins rapproché du côté gauche (fig. 3).

Comme nous l'avons dit, le cône aboral se rétracte plus ou moins et jusqu'à disparaître; le sillon transversal persiste et dessine une crête limitant l'espèce de fente — en raison de la compression de l'être — dans laquelle l'extrémité aborale est plus ou moins enfoncée (fig. 2 et 4). Vers la face dorsale de l'être, le sillon, au point où il est comme plié en passant d'un des bords de la fente sur l'autre, dessine une sorte de bourrelet saillant. La présence du tentacule n'exclut pas celle du flagellum axial : il n'y a donc pas lieu d'envisager l'hypothèse, fort problématique en elle-même, d'une homologation de ces deux sortes d'appendices cellulaires.

Le flagellum axial paraît prendre son insertion en arrière de l'in-

1. Il n'existe jamais de nucléole chez les Péridiniens, non plus que chez les Noctiluques; ce ne peut être que par erreur que Bütschli, *Protozoa*, *in Bronn's Kl. u. Ord.*, t. I, p. 977, note, nous attribue l'opinion contraire.

sertion du tentacule et du prolongement dont il va être parlé plus loin (fig. 3).

Nous n'avons que peu à ajouter à la description que nous avons donnée du tentacule. Il nous a paru dans un cas, outre les granulations noires que nous avons signalées, renfermer des leucites analogues à ceux du cytoplasme (fig. 1). Il ne présente jamais aucun mouvement; il est tantôt rectiligne, tantôt plus ou moins contourné (fig. 4) et recourbé contre un des côtés de l'être, lui-même comprimé comme nous l'avons indiqué.

Une particularité constante est la présence, en arrière du tentacule, d'un autre prolongement très court inséré également dans le sillon ventral mais non rigoureusement sur le même plan. Tantôt son extrémité est arrondie et plus large que la base (fig. 3, 4, 6). Tantôt au contraire il est conique (fig. 2), terminé en pointe [1], comme nous l'avions trouvé sur le seul individu observé par nous en 1886.

Le tentacule et cet autre prolongement sont l'un et l'autre intégrables comme le tentacule des Noctiluques : des G. pseudonoctiluca munis de leurs tentacules et mis en culture ne les portent plus au bout de douze heures et ont subi la segmentation qui, d'après nos observations, supposerait toujours le retour à la forme péridinienne régulière.

Le corps de l'être peut d'ailleurs, sous des influences qui restent à déterminer, subir certaines déformations rapides et considérables [2].

Nous devons enfin signaler une forme de G. pseudonoctiluca intéressante par la disparition totale du sillon transversal et le gonflement de l'être qui prend une forme ovoïde presque régulière

1. Ce prolongement peut faire penser à la dent de la lèvre gauche de Noctiluca miliaris; son insertion sur un plan différent de celui du tentacule semblerait même être un argument en faveur de cette homologie. Mais d'autre part on remarquera que la dent chez la Noctiluque se trouve en avant du tentacule par rapport à l'extrémité orale et que le prolongement que nous décrivons ici chez G. pseudonoctiluca est en arrière par rapport à la même extrémité.

2. Observant un jour plusieurs G. pseudonoctiluca en culture dans un verre de montre, nous les vîmes tous nous présenter simultanément une même altération. Le corps s'était raccourci avec un plissement prononcé du tégument, tandis que tout le cytoplasme hyalin semblait s'être rétracté vers le noyau, entraînant avec lui les leucites colorés et les gouttelettes réfringentes. On eût pu croire que toute connexion avait cessé d'exister entre le tégument et la masse cellulaire, et je pensais qu'en effet quelque cause venait de provoquer chez les individus en observation un accident mortel, quand, à mon vif étonnement, quelque temps après je vis les mêmes individus reprendre l'apparence normale. La cause de l'accident m'a échappé : la lentille, avec laquelle j'observais, avait plongé dans le liquide; peut-être y avait-elle porté quelque substance dont l'action se manifestait de la sorte.

(voy. fig. 5). A l'intérieur les caractères sont les mêmes que d'ordinaire, à cette différence près que la lacune aborale présente des dimensions exagérées.

G. pseudonoctiluca mis en culture se multiplie rapidement par segmentation. Celle-ci nous a paru débuter par un accroissement notable des dimensions transversales de l'être, puis la division commence par l'extrémité orale (fig. 7 et 8) [1].

Les conditions d'une culture pour un être pélagique sont toujours considérablement différentes de celles où il vit et les résultats obtenus par ce procédé de Laboratoire sont toujours entachés d'une cause d'erreur probable. Il est de plus à remarquer que, dans beaucoup de cas, cette influence du milieu confiné se manifeste par une tendance exagérée à la segmentation. Nous avons eu maintes fois l'occasion de noter cette particularité sur diverses espèces de Péridiniens.

On doit sans doute attribuer également à l'influence du milieu confiné ce fait que nos G. pseudonoctiluca mis en culture dans une eau de mer cependant très pure, demeurent en général fixés au fond par leur extrémité aborale, en sorte qu'ils oscillent sur leur pointe quand on agite l'eau. On peut constater de plus, autre signe d'altération, que, dans cet état d'immobilité, ils sont entourés d'une atmosphère muqueuse qu'il est impossible de distinguer sans employer le procédé des poudres en suspension. On a d'ailleurs la notion de l'existence de cette atmosphère par la présence d'un certain nombre d'êtres microscopiques qui viennent trouver là un milieu plus favorable à leur propre existence.

J'ai pu m'assurer que G. pseudonoctiluca rejetait, sans doute avant de subir la segmentation, un corpuscule de substance probablement [2] résiduelle, paraissant analogue à la substance dont j'ai signalé l'existence presque constante en avant du noyau. Près des groupes résultant des divisions successives d'un même individu, on trouve constamment ce granule brun.

Quand la segmentation se fait en captivité l'adhérence finale des deux individus résultant du processus de multiplication se présente comme si l'un d'eux avait son cône aboral couché plus ou moins

1. Nous trouvons cependant dans une culture un individu sur lequel la segmentation paraît avoir suivi la marche inverse : les deux individus sont unis par l'extrémité orale, les extrémités aborales divergeant.

2. Ce fait suffirait à la rigueur à démontrer combien est impropre l'expression, souvent employée aujourd'hui, de « substances de réserve » pour les matériaux figurés qu'on voit se former dans le cytoplasme d'un grand nombre de cellules.

obliquement sur celui de l'autre individu. Nous avons figuré plusieurs exemples de cette disposition probablement tératologique (fig. 9, 10, 11, 12). Comme cela est ordinairement le cas pour les Péridiniens, les bipartitions successives produisent des êtres de moins en moins volumineux. Il se produit en même temps une modification et une raréfaction rapide des leucites colorés. Les individus ne mesurent plus bientôt que 75 à 60 μ de long. Nous avons trouvé à la mer deux de ces individus encore unis, mesurant 75 μ et portant chacun un long flagellum axial (fig. 14). Ils étaient coniques, allongés, avec de rares leucites offrant la couleur de la diatomine, et unis vers leurs extrémités aborales par un fin ligament de cytoplasme.

En culture, les individus ayant atteint la taille que nous venons d'indiquer, toujours adhérents au fond du vase par leur extrémité aborale, continuent à se segmenter en devenant de moins en moins pigmentés. Nous observons des groupes de 5 à 9 (fig. 13). Rendus libres en secouant fortement le vase, ils se présentent comme des êtres très clairs, à extrémité orale uniformément arrondie, à sillon longitudinal à peine visible; mais, on est là, nous l'avons déjà dit, en face d'individus anormaux.

Nos observations ne s'étendent pas plus loin; elles sont suffisantes, croyons-nous, pour montrer que nous sommes en présence d'un être dont l'étroite relation avec la Noctiluque ne saurait être contestée.

Il s'en faut toutefois que la lumière soit faite complètement sur G. pseudonoctiluca, autant d'ailleurs que sur tous les Péridiniens sans exception. On remarquera en effet que si l'on a pu observer depuis longtemps la multiplication par scissiparité d'un certain nombre de ces êtres, nous avons d'autre part fait connaître les transformations inattendues de Peridinium pulvisculus. Pour aucun Péridinien, de même que pour Noctiluca miliaris ou Pyrocystis noctiluca W. Th., il ne nous a été donné jusqu'à ce jour d'établir dans une seule de ces formes vivantes si nombreuses, le cycle complet de l'espèce, nous faisant assister non pas à la *multiplication* mais à la *reproduction* de l'être : deux processus qu'il importe de ne pas confondre et dont le second suppose probablement, d'après tout ce que nous connaissons en Biologie, la dualité nécessaire qui constitue les sexes. Depuis longtemps nous avons dit et nous persistons à croire que les Péridiniens et les Noctiluques par conséquent,

aussi bien que Pyrocystis noctiluca, ne sont que des formes évolutives ou peut-être terminales de végétaux probablement connus sous une autre forme.

En ce qui concerne G. pseudonoctiluca, il semble difficile de le considérer comme une sorte d'anomalie rapprochant un Péridinien des Cystoflagellés. Ne doit-on pas considérer l'existence de ce tentacule comme normale, les individus de l'espèce qui ne le présentent pas, étant à mettre au même rang que les Noctiluques parfois en quantité innombrable dans la mer qui se montrent aussi sans tentacule. G. pseudonoctiluca est évidemment un Péridinien; mais d'autre part il semble bien difficile de le séparer des Noctiluques avec lesquelles il a de commun la tendance à la forme globulaire, le tentacule réintégrable, le flagellum axial, le noyau sphérique, le cytoplasme en tractus rayonnants au milieu d'un liquide cellulaire abondant.

Explication de la planche XI.

Fig. 1. — Gymnodinium pseudonocticula sans tentacule.

Fig. 2. — Individu tentaculé, présentant de plus l'appendice post-tentaculaire en forme de pointe.

Fig. 3. — Individu tentaculé, muni de son flagellum axial, vu de profil et de dos.

Fig. 4. — Deux autres individus à tentacule contourné.

Fig. 5. — Individu réduit à l'état ovoïde.

Fig. 6. — Individu fixé par l'acide osmique et coloré par le picrocarmin.

Fig. 7. — Individu accru de volume, se préparant peut-être à la segmentation.

Fig. 8. — Début de la segmentation.

Fig. 9, 10, 11, 12, 13. — Progrès de la segmentation donnant des individus de plus en plus petits, observés dans les cultures.

Fig. 14. — Deux individus en segmentation observés dans une pêche au filet fin.

SUR QUELQUES COCCIDIES NOUVELLES
PARASITES DES POISSONS

Par P. THÉLOHAN [1]

(*Planche XII,* Fig. 1 à 25)

J'ai déjà eu l'occasion de faire connaître deux espèces de Coccidies parasites chez des Poissons. Ces deux organismes, que j'ai décrits, dans un précédent travail [2], sous le nom de *Coccidium gasterostei* et de *C. sardinæ,* habitent, le premier le foie de l'Epinoche, le second le testicule de la Sardine. Tous les deux, par leurs caractères morphologiques, rentrent bien nettement dans le genre *Coccidium*, caractérisé, comme on le sait, par l'existence dans le kyste de quatre spores renfermant chacune deux corps falciformes ou sporozoïtes.

Mais ils diffèrent des autres espèces de ce genre, que l'on avait décrites jusqu'alors, par leur mode de développement. Chez celles-ci, en effet, l'évolution s'accomplit en deux temps, que M. Balbiani [3] a désignés sous le nom de phase d'accroissement et de phase de reproduction. La première seule se passe dans l'hôte; la seconde, qui comprend les phénomènes de sporulation, n'a lieu que dans le milieu extérieur, après évacuation du parasite à l'état de masse plasmique enkystée. Un temps de repos sépare ces deux périodes : sa durée peut varier beaucoup suivant que l'évacuation se fait plus ou moins longtemps après l'enkystement.

Au contraire chez le *C. sardinæ* et le *C. gasterostei* le cycle évo-

1. Travail du Laboratoire de M. le professeur Balbiani au Collège de France.
2. Thélohan, *Sur deux Coccidies nouvelles, parasites de l'Epinoche et de la Sardine* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 15 juin 1890). *Id.* Annales de Micrographie, t. II, 1890.
3. Balbiani, *Leçons sur les Sporozoaires*, 1884, p. 84.

lutif se passe tout entier dans les tissus de l'hôte et ces parasites n'arrivent dans le milieu extérieur qu'après avoir formé et complètement développé leurs spores.

En rapport avec ces conditions biologiques particulières, j'ai constaté dans ces deux espèces une minceur extrême de l'enveloppe du kyste qui contraste avec l'épaisseur et la résistance de cette même enveloppe chez les autres *Coccidium.* Ceux-ci ayant à accomplir une partie de leur développement dans le milieu extérieur ont en effet besoin d'une protection efficace, qui serait absolument inutile dans le cas de nos parasites dont la sporulation s'effectue en toute sécurité au sein des tissus de leur hôte.

Depuis, j'ai rencontré d'autres *Coccidium* qui vivent également chez les Poissons et présentent le même mode de développement et la même minceur de la membrane du kyste.

Cette modification dans la constitution de l'enveloppe, en rapport avec le mode de développement, m'a semblé un cas d'adaptation intéressant à signaler; malheureusement nous ne savons dans quel sens a pu se faire cette adaptation, puisque nous ignorons absolument lequel des deux modes de développement doit être considéré comme primitif. J'ai pu, de plus, en étudiant ces nouvelles Coccidies, constater quelques faits intéressants que je ferai connaître en exposant mes observations relatives à chacune d'elles.

I

Coccidie du foie du Caranx.

Coccidium cruciatum, nov. sp. (Pl. XII, fig. 1-12).

Cette espèce vit dans le foie du *Caranx trachurus.* Je l'ai observée pour la première fois, en 1890, au laboratoire de Concarneau, et je suis heureux de trouver ici l'occasion de remercier M. le professeur Pouchet de l'hospitalité qu'il avait bien voulu m'y accorder.

En août 1891, je l'ai retrouvée à Saint-Valéry-en-Caux, où, sur les conseils de mon éminent maître, M. le professeur Balbiani, j'étais allé récolter des matériaux d'étude, et où il m'a accueilli avec une bienveillance pour laquelle je tiens à lui exprimer ici ma plus vive gratitude. J'ai rencontré ce parasite dans cinq *Caranx* sur huit examinés, tant à Concarneau qu'à Saint-Valéry.

Je l'ai toujours trouvé à l'état de développement complet comme

le *C. sardinæ*. Il se présente alors sous forme d'un kyste régulièrement sphérique, mesurant en moyenne 25 μ de diamètre. L'enveloppe de ce kyste est très mince et renferme quatre spores remarquables par la régularité de leur disposition. Elles sont en effet groupées de manière à figurer une croix (pl. XII, fig. 1 et 3) et deux par deux, de telle sorte que les deux spores dont le grand axe coïncide avec le même diamètre du kyste sont placées au même niveau et se trouvent au-dessus ou au-dessous des deux autres, qui correspondent à un diamètre perpendiculaire au premier. C'est pour rappeler cette disposition, qui est constante et très caractéristique, que je propose pour cette espèce le nom de *Coccidium cruciatum*.

Il est probable qu'on trouverait dans l'étude du développement l'explication de cet arrangement des spores; malheureusement, comme je l'ai dit déjà, je n'ai observé cette espèce qu'à l'état de kyste sporifère.

Quant à la manière dont les spores, une fois développées, sont maintenues dans leurs positions respectives, je n'ai pu, malgré de nombreuses recherches, arriver à la déterminer. Dans le *C. sardinæ*, on constate souvent une disposition assez régulière des spores; mais cela tient à la présence dans le kyste d'une masse résiduelle à laquelle les spores adhèrent par l'une de leurs extrémités qui y semble en partie plongée. Ici, rien de semblable : je n'ai pu, malgré tous mes efforts, constater la moindre trace de masse résiduelle entre les spores; pourtant, la régularité de leur disposition n'est point facile à troubler, et, sur des coupes après inclusion dans la paraffine, malgré toutes les manipulations que cette méthode exige, on retrouve assez fréquemment la figure cruciale dans son intégrité (fig. 2, *c*).

Les spores, vues en coupe optique, présentent un contour elliptique ou ovalaire. Elles mesurent, en moyenne, 7 à 9 μ de long sur 6 de large. Leur enveloppe, assez épaisse, à double contour très net, est remarquable par sa constitution. Elle est, en effet, formée de deux valves accolées, comme les spores des Myxosporidies (fig. 5, *v*, *v'*).

Tout autour de la spore, suivant son grand axe, on aperçoit une sorte de petit bourrelet (fig. 4 à 8, *b*), qui marque la ligne de suture des valves et est formé par une sorte d'épaississement de leurs bords par lequel elles sont unies.

On arrive assez facilement par la pression à obtenir l'ouverture des spores et à observer l'écartement au moins partiel des valves (fig. 5).

Cette conformation de l'enveloppe de la spore constitue un caractère intéressant du *C. cruciatum* et n'a été jusqu'ici, à ma connaissance, signalée dans aucune Coccidie.

Dans le contenu, on ne distingue à l'état frais que de gros globules réfringents, surtout nombreux vers la partie centrale (fig. 3 et 4), si bien qu'au premier abord on pourrait croire que l'on a sous les yeux des spores dont le développement n'est pas achevé. Mais il n'en est rien et ces éléments représentent en réalité une masse résiduelle, ou noyau de reliquat. En effet, après l'action des réactifs, surtout de l'alcool, ils disparaissent en majeure partie et l'on peut apercevoir les corps falciformes ou sporozoïtes.

Sur des préparations non colorées, ou à coloration non élective, on croit souvent en observer quatre (fig. 6 à 8). J'étais tout d'abord tombé dans cette erreur et dans une note où je signalais l'existence de cette espèce et de la suivante [1], j'avais mentionné la présence dans leurs spores de quatre sporozoïtes.

En réalité il n'en existe que deux; mais je n'ai pu réussir à m'en rendre compte que sur des coupes, après une coloration irréprochable comme électivité : dans ces conditions, j'ai pu arriver à distinguer nettement ces éléments et le noyau de chacun d'eux (fig. 9 à 11).

J'ai pu, en outre, reconnaître les causes de l'erreur que j'avais commise. En effet, les sporozoïtes, étant beaucoup plus longs que la spore, sont recourbés dans son intérieur, soit à l'une de leurs extrémités, soit aux deux, et il arrive fréquemment que le bourrelet de la coque se trouve à passer au-dessus d'une partie des sporozoïtes, par exemple au niveau de leur courbure qui a lieu le plus souvent aux extrémités de la spore.

Or, au niveau de ce bourrelet, il se produit un phénomène de réfraction qui donne la sensation d'une solution de continuité dans la longueur de ces éléments (fig. 6 et 7), de sorte que l'aspect de la spore donne l'absolue conviction de l'existence dans son intérieur de quatre sporozoïtes. De plus, quand on a sous les yeux l'un des

1. Thélohan, *Sur deux Coccidies de la Sardine*. Note publiée en annexe au rapport de M. le professeur Pouchet sur la Sardine. (Journal de l'Anat. et de la Physiol., t. XXVI, 1890.)

pôles de la spore, il arrive souvent que l'on aperçoit dans son intérieur quatre petits corps arrondis (fig. 8) et, en abaissant l'objectif, on constate que ce sont les extrémités d'autant de petits bâtonnets que l'on peut voir s'enfoncer dans la cavité de la spore. Cette observation semble très concluante et, jointe aux faits que j'exposais tout à l'heure, m'a longtemps fait admettre l'existence de quatre corps falciformes. Mais j'ai pu me convaincre que c'était là une interprétation erronée, et, après avoir reconnu sur des coupes l'existence dans la spore de deux seulement de ces corps recourbés sur eux-mêmes, je me suis bientôt aperçu que ce que j'avais pris pour les extrémités de quatre corpuscules n'était en réalité que les deux bouts de chacun des deux sporozoïtes, amenés au même niveau ou à peu près par la courbure de ces éléments, comme cela est représenté dans la figure 14.

On me pardonnera, je l'espère, d'avoir insisté sur ces détails, peu importants en apparence, mais sur lesquels j'ai cru devoir attirer l'attention pour montrer quelle est, dans l'étude de ces organismes, l'importance de la technique, et combien, même pour une opération aussi simple que la numération des sporozoïtes, il est indispensable d'avoir recours aux méthodes les plus précises de fixation et de coloration.

Les réactifs fixateurs qui m'ont donné les meilleurs résultats sont le liquide de Flemming, l'alcool ou le liquide de Perenyi; comme moyen de coloration, la safranine employée suivant le procédé décrit récemment par M. Henneguy [1] m'a donné des préparations incomparablement plus démonstratives que les autres méthodes.

La spore du *C. cruciatum* renferme donc deux sporozoïtes et une volumineuse masse résiduelle, occupant surtout la partie centrale et représentée à l'état frais par de gros globules réfringents. Ceux-ci ne noircissent pas par l'acide osmique : ils ne sont donc pas de nature graisseuse. Ils disparaissent en majeure partie sous l'influence de l'alcool et, après l'action de ce réactif, on n'observe plus dans la spore qu'un ou deux granules pâles (fig. 8, *r*) et les sporozoïtes. Ceux-ci présentent, comme je l'ai dit, un noyau situé généralement vers leur partie moyenne. Ils sont formés d'un plasma homogène et ne m'ont jamais montré de globules colorables comme ceux que

1. Henneguy, *Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte.* (Journal de l'Anat. et de la Physiol., t. XXVII, 1891.)

j'ai signalés dans les sporozoïtes du *C. gasterostei*. On observe assez souvent des spores présentant dans leur intérieur au lieu de deux corps falciformes allongés, deux masses plasmiques nucléées, plus ou moins globuleuses (fig. 12). Cet aspect des spores me semble correspondre à un stade de leur évolution où le développement des corps falciformes n'est pas encore complètement effectué.

J'ai rencontré le *C. cruciatum* dans deux conditions différentes relativement à ses rapports avec le tissu du foie. A Concarneau, je l'ai trouvé trois fois sur six *Caranx* examinés; les kystes étaient toujours disséminés dans le tissu hépatique. J'ai pu constater l'habitat intra-cellulaire du parasite, mais les cellules voisines ne présentaient rien d'anormal; en un mot, le parasite, en dehors de la distension de la cellule nourricière, n'amenait aucun désordre appréciable.

Au contraire, à Saint-Valéry, dans les deux *Caranx* où j'ai observé cette Coccidie, le foie était le siège d'une lésion intéressante. On remarquait en effet à la surface, ou sur des sections de cet organe, de petits grains brunâtres, de forme sphérique ou ovoïde, pouvant atteindre 3 et jusqu'à 4 dixièmes de millimètre de diamètre.

En dilacérant le tissu, on constatait que ces granulations étaient presque toujours adhérentes à des ramifications vasculaires et tout à fait comparables aux petits kystes, renfermant des Myxosporidies, décrits par M. Balbiani sur les parois de l'artère splénique et de l'artère mésentérique de la Tanche.

En examinant ces petites masses au microscope, on voit qu'elles sont constituées par un amas de globules brunâtres, serrés les uns contre les autres, au milieu desquels on distingue de nombreux kystes de *C. cruciatum* (fig. 1) très visibles grâce à leur transparence et facilement reconnaissables à la disposition de leurs spores. Je dois ajouter que, dans ces cas, je n'ai pas rencontré de parasites dans le tissu sain du foie et qu'ils semblaient absolument localisés dans ces productions. Celles-ci, qui étaient d'ailleurs très nombreuses dans le foie des deux individus que j'ai examinés, se retrouvent facilement sur les coupes de cet organe.

Toutefois, dans ces conditions, leur aspect s'est beaucoup modifié, comme on peut le voir en comparant les figures 1 et 2, qui représentent, la première, l'une de ces masses vue à l'état frais, la seconde l'apparence qu'elles revêtent sur les coupes. Comme le montre cette dernière figure, on les trouve presque toujours au contact des

vaisseaux (L) et entourées d'une mince enveloppe conjonctive (*m*) qui est une dépendance de la tunique adventice de ces derniers. Les globules brunâtres, très visibles à l'état frais, ont ici complètement disparu, et, à leur place, on ne trouve plus dans l'intérieur de cette sorte de kyste qu'une substance très finement granuleuse (*o*) sans trace d'éléments cellulaires et dans laquelle sont éparses de petites granulations d'un jaune foncé (*k*). Dans cette substance on rencontre des Coccidies disposées sans ordre (*c*,*c'*) dont quelques-unes présentent encore leurs 4 spores avec leur disposition caractéristique (*c'*).

Quelle est l'origine de ces petites masses, et pourquoi les Coccidies sont-elles dans certains cas localisées dans ces productions? c'est ce que mes recherches ne m'ont pas permis de déterminer.

Cependant, en raison du siège de ces productions dans des espèces de diverticules de la tunique conjonctive des vaisseaux et de leur aspect à l'état frais, je serais assez porté à voir en elles de petits *anévrysmes faux* en voie de régression. La matière à gros granules brunâtres qui les compose représenterait des globules sanguins en état de dégénérescence, ce qui expliquerait comment, sur les coupes, on ne trouve plus trace de cellules; et la décoloration que l'on constate dans ces conditions serait due à l'action de l'alcool sur le pigment sanguin.

Ces petits anévrysmes sont-ils un résultat de la présence des Coccidies? il me semble difficile de ne pas l'admettre, bien que le mécanisme par lequel les parasites ont pu déterminer cette lésion m'ait complètement échappé.

D'autre part, je dois rappeler à ce sujet que le *C. cruciatum* peut exister dans le foie du *Caranx* sans que cet organe présente aucune altération de ce genre.

Je n'ai rien observé qui puisse m'autoriser à émettre même une hypothèse sur la raison de cette différence. Je mentionnerai seulement que les Caranx que j'ai examinés à Saint-Valery, et chez lesquels j'ai rencontré le parasite localisé dans ces petites masses brunâtres, étaient de vieux individus, mesurant 25 à 30 centimètres de longueur, tandis que ceux que j'ai étudiés à Concarneau et chez qui la présence du parasite n'était accompagnée d'aucune lésion, étaient beaucoup moins développés et ne dépassaient pas 15 centimètres.

Je n'ai observé aucun fait relatif au mode d'évacuation de ce

Coccidium. Il est très vraisemblable que celle-ci se fait par le tube digestif comme pour le *C. gasterostei*. Dans mon travail sur ce dernier, je n'avais émis cette opinion qu'avec réserve, n'ayant pu observer directement sa présence dans les matières contenues dans le tube digestif et son expulsion avec les fèces. J'ai pu depuis combler cette lacune dans l'histoire de ce parasite et m'assurer que le mécanisme de son évacuation est bien celui que j'avais indiqué tout d'abord.

II

Coccidie du foie de la sardine et du hareng.

Coccidium spec.? (fig. 13 et 14).

Pendant mon séjour à Concarneau en 1890, tout en cherchant, inutilement d'ailleurs, à rencontrer les phases jeunes du *C. sardinæ* qui, comme on le sait, se développe dans le testicule de la Sardine, j'ai rencontré chez ce Poisson une autre Coccidie bien différente et qui, elle, se développe dans le foie. Elle est très voisine du *C. cruciatum*. Je n'ai également observé que l'état de maturité. Le kyste est sphérique, ses dimensions varient de 18 à 21 μ de diamètre, il serait donc un peu plus petit que chez le parasite du *Caranx*. Ce kyste renferme quatre spores ovoïdes qui mesurent environ 9 μ de long sur 6 de large. Elles ressemblent beaucoup à celles de l'espèce précédente mais sont toujours disposées sans ordre.

Par ailleurs leurs caractères sont identiques : enveloppe bivalve avec un bourrelet marquant la ligne de suture, deux sporozoïtes avec une masse résiduelle volumineuse.

La disposition de ces sporozoïtes (fig. 14) est identique à celle qu'ils présentent dans le *C. cruciatum*; la difficulté de se rendre un compte exact de leur nombre est aussi grande que chez ce dernier et les causes d'erreur sont exactement les mêmes.

Ce parasite se développe dans les cellules hépatiques; je l'ai toujours trouvé disséminé çà et là dans le tissu et jamais localisé dans des productions particulières comme le *C. cruciatum*.

Il ne semble pas très répandu; je ne l'ai observé que huit fois sur 60 Sardines examinées à ce point de vue, tandis que les individus mâles de cette espèce sont infestés par le *C. sardinæ* dans une proportion de 95 0/0.

Ce *Coccidium* n'existe pas seulement chez la Sardine. Je l'ai également rencontré récemment en assez grande abondance dans le foie du Hareng, chez des individus provenant du port de la Palice. Il ne s'y trouvait qu'à l'état sporifère et son étude dans ces conditions ne m'a permis d'ajouter aucun fait à ce que j'ai observé dans la Sardine.

Enfin je dois mentionner que J. H. Müller et Retzius [1], en 1842, ont signalé dans la vessie natatoire du *Gadus callarias* des productions parasitaires qui ressemblent beaucoup à cette Coccidie. Ils ont observé des corpuscules tantôt libres, tantôt réunis par quatre dans une enveloppe commune. Ces corpuscules présentaient les mêmes caractères que les spores de notre parasite et les auteurs ont observé leur ouverture par la séparation de deux valves. Le seul point qui me fasse douter de l'identité du parasite de la Sardine et du Hareng avec l'organisme étudié par Müller et Retzius, c'est que les dimensions données par eux pour les corpuscules et pour l'enveloppe commune de ceux-ci sont beaucoup plus considérables que celles que j'ai moi-même observées et que j'ai données plus haut.

En somme ce parasite a de nombreux points de ressemblance avec le *C. cruciatum*. Cette ressemblance est telle que je crois devoir m'abstenir, pour le moment, de lui donner un nom, mes observations à son sujet ne me permettant pas de décider avec assez de certitude s'il doit être distingué spécifiquement du parasite du *Caranx* ou s'il y a lieu de réunir ces deux organismes sous la même dénomination. Toutefois le fait de son existence avec des caractères identiques chez divers hôtes et la persistance dans ces conditions des différences, minimes, il est vrai, qu'il présente avec le *C. cruciatum*, me semble un argument de quelque valeur en faveur de la séparation de ces deux formes.

III

Coccidie de la tanche.

Coccidium minutum (nov. sp., fig. 15-23).

J'ai rencontré cette espèce dans la rate, le foie et le rein de la Tanche. En réalité, je n'ai fait que la retrouver et M. le professeur

1. J. Muller und Retzius, *Ueber parasitische Bildungen ; — I. Ueber eine eigenthümliche Krankheit der Schwimmblase beim Dorch, Gadus Callarias.* — Müller's Archiv. 1842. Taf. VIII.

Balbiani l'avait observée dès 1863, comme j'ai pu m'en convaincre d'après les dessins relatifs à ses recherches sur les Psorospermies des Poissons que mon savant maître a bien voulu me communiquer.

Ce *Coccidium* est remarquable par sa petite taille, d'où le nom de *C. minutum* que je propose de lui appliquer. Je n'ai pas malheureusement ses dimensions à l'état frais : sur les coupes, le kyste ne mesure pas plus de 9 à 10 μ de diamètre.

Ce parasite, comme toutes les Coccidies, se présente d'abord sous forme d'une petite masse plasmique logée dans une cellule et qui s'enkyste quand elle a atteint sa taille définitive (fig. 15).

La membrane du kyste est ici fort mince. Le contenu est formé d'un plasma à gros granules comme chez les autres Coccidium, et entre autres chez le *C. gasterostei*. Sur les coupes, on reconnaît facilement la présence d'un noyau au centre de ce plasma (fig. 20), dans l'intérieur duquel on observe en outre un nombre variable de très petits grains colorés (fig. 20, *i*). Ceux-ci me semblent analogues aux globules que j'ai signalés dans les sporozoïtes du *C. gasterostei*, et qui présentent également pour les réactifs colorants une certaine affinité, bien moindre toutefois que celle du noyau.

Peu de temps après l'enkystement, on observe ici, comme dans les autres *Coccidium*, cette rétraction du plasma vers le centre du kyste qui est comme le prélude de la sporulation (fig. 16, 17).

Puis le noyau se divise; malgré sa petite taille et la présence dans le plasma des gros granules dont j'ai parlé, qui masquent souvent en partie les filaments achromatiques, j'ai rencontré des figures très nettes de karyokinèse (fig. 21). J'avais déjà signalé ce mode de division du noyau dans la Coccidie de l'Epinoche. Comme dans celle-ci, les deux noyaux issus de cette division se divisent à leur tour et j'ai observé des kystes avec quatre noyaux. Je n'ai jamais rencontré de kyste renfermant deux masses plasmiques. S'il existe un stade II, il doit être extrêmement court, si tant est qu'il soit constant, et je crois que, dans l'immense majorité des cas, le contenu du kyste se divise d'un seul coup en quatre sporoblastes (fig. 18 et 22). Ceux-ci ne présentent d'abord qu'un noyau, puis deux, et chacun donne naissance à une spore. Celles-ci sont fusiformes et renferment chacune deux corps falciformes munis d'un noyau (fig. 19 et 23).

La spore ne renferme pas de masse résiduelle.

En somme, la marche de la sporulation est ici semblable à ce

que j'ai décrit chez le *C. gasterostei*. Seulement, chez la Tanche, la petite taille du parasite m'a empêché de suivre d'aussi près les phénomènes, dont quelques-uns m'ont complètement échappé, par exemple la manière dont se forment les corps falciformes aux dépens des sporoblastes.

Le *C. minutum*, comme je l'ai dit plus haut, se développe dans le rein, le foie et la rate de son hôte. Sans être absolument rare, il est assez peu répandu, et, surtout, on ne le rencontre le plus souvent que très disséminé dans le tissu des organes, ce qui rend assez difficile son observation par la méthode des coupes.

J'avais presque renoncé à l'étude de ce parasite, lorsque j'ai été assez heureux pour le rencontrer en abondance et dans des conditions que je crois exceptionnelles mais qui me semblent présenter un certain intérêt.

Au commencement d'août 1891, deux Tanches, que je conservais depuis un certain temps dans les aquariums du Laboratoire, mouraient sans cause appréciable. En les ouvrant, je trouvai les reins, la rate et le foie couverts d'une très grande quantité de petites taches jaunâtres, non saillantes, qui donnaient à ces parties un aspect granité très remarquable et se montraient aussi abondantes dans la profondeur qu'à la surface des organes.

En portant des fragments de tissus sous le microscope, je constatai que ces taches étaient constituées par des amas de grandes cellules granuleuses et qu'elles renfermaient à la fois des Myxosporidies et des *C. minutum* très nombreux et à divers degrés de développement.

Au premier abord, ces productions ressemblent beaucoup à celles que j'ai décrites plus haut et que j'ai trouvées quelque temps après dans le foie du *Caranx*. En réalité, elles en diffèrent par plusieurs caractères importants : elles n'ont point de rapport avec les vaisseaux, elles ne présentent point de membrane d'enveloppe conjonctive, et, surtout, au lieu de les trouver sur les coupes constituées par une matière granuleuse amorphe, on constate qu'elles sont formées d'éléments cellulaires bien nets (fig. 24, *a*).

Ces cellules sont de taille assez considérable mais très variable; leur noyau est relativement petit, leur plasma finement granuleux. Les Coccidies sont logées dans ces cellules (fig. 24, *c*).

Un caractère remarquable de ces petits amas cellulaires, c'est que leur constitution est partout la même; on retrouve ces cel-

lules, avec les mêmes caractères, aussi bien dans le foie que dans la rate et le rein.

La présence des Coccidies est-elle la cause déterminante de ces productions? Quelles sont l'origine et la nature de ces cellules? mes observations ne m'ont pas permis de l'établir.

Outre ce parasite, j'ai rencontré dans les organes de la Tanche d'autres espèces de Coccidies, en particulier deux formes bien distinctes d'*Eimeria*. Mes observations à leur sujet sont encore trop incomplètes pour pouvoir figurer ici.

En résumé, les *Coccidium* qui font l'objet de ce travail sont intéressants, non seulement au point de vue de leur habitat et de leur mode de développement, mais encore à cause :

1° De la structure de l'enveloppe des spores qui dans les deux premières espèces est formée de deux valves, ce qui n'avait encore été vu chez aucune Coccidie;

2° De la présence dans la spore de ces deux espèces d'une très volumineuse masse résiduelle;

3° Des lésions qu'elles peuvent produire dans les organes de leurs hôtes, ou du moins qui coïncident avec leur présence [1]. (*C. cruciatum* et *C. minutum*.)

1. Voir l'explication de la planche XII, page 170.

SUR DES

SPOROZOAIRES INDÉTERMINÉS

PARASITES DES POISSONS

Par P. THÉLOHAN.

(*Planche XII, figures 25 à 32.*)

Dans une note préliminaire [1], j'ai signalé de singuliers parasites que j'ai rencontrés chez un grand nombre de Poissons et dans les organes et les tissus les plus différents. Je désire ici exposer avec plus de détail mes observations à leur sujet. Celles-ci, malheureusement, se bornent presque à la constatation de l'existence de ces organismes, dont je n'ai pu suivre l'évolution complète.

Dans tous les cas où je les ai observés, ils présentaient une constitution identique ; seules, leurs dimensions, comme on le verra plus loin, varient suivant les espèces de Poissons où on les rencontre.

Ils se présentent toujours sous forme de corpuscules ovoïdes, quelquefois un peu irréguliers ou arciformes (fig. 30). Ils sont pourvus d'une membrane d'enveloppe assez épaisse, à double contour très net (fig. 26-31, *e*). Cette sorte de capsule est formée d'une substance transparente qui résiste à l'action de la potasse.

Quelquefois l'une des extrémités semble prolongée en une sorte de bec plus ou moins effilé. A l'intérieur de cette enveloppe on constate la présence d'un corpuscule arrondi, généralement situé à l'une des extrémités de l'ovoïde, ordinairement la plus grosse, mais quelquefois sur l'un des côtés. Ce corpuscule présente une membrane d'enveloppe bien nette et offre toutes les réactions d'un véritable

1. THÉLOHAN, *Sur quelques nouvelles Coccidies, parasites des poissons.* (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 18 janvier 1892.)

noyau. Si l'on traite ces organismes par l'acide osmique et le vert de méthyle, il se colore fortement par ce dernier réactif. De même sur les coupes on constate sa coloration par la safranine, le violet de gentiane, l'hématoxyline, les différents carmins, etc. On peut y distinguer des granulations plus foncées absolument comparables aux grains de chromatine des noyaux ordinaires.

Au premier abord il est difficile de distinguer autour de ce noyau l'existence d'une couche protoplasmique. Cependant, dans certains cas on observe à sa périphérie des espèces de petites protubérances non colorées et qui semblent bien devoir être rapportées à une zone plasmique très mince entourant ce noyau.

Le reste de la cavité de l'enveloppe est en partie rempli par de petits bâtonnets extrêmement minces (fig. 26-31, *b*) paraissant renflés à l'une de leurs extrémités et disposés régulièrement : ils semblent en effet converger par leurs extrémités minces vers un même point situé le plus souvent à l'extrémité de l'ovoïde opposée à celle qu'occupe le noyau. Parfois, quand ce dernier est placé vers la partie médiane de l'une des parois de la cavité, ces corpuscules sont disposés parallèlement à lui (fig. 27). Ces éléments sont assez difficiles à voir à l'état frais ; ils deviennent beaucoup plus distincts après l'action des réactifs, et surtout sur les coupes où très souvent leur grosse extrémité présente une coloration diffuse très marquée, surtout après l'emploi de la safranine (fig. 27-31).

A l'état frais et même sur les coupes, dans les très petites formes, ces bâtonnets sont peu nets et l'on peut se demander au premier abord si l'on ne se trouve pas en présence de stries de l'enveloppe ou de traînées granuleuses d'un contenu homogène. Mais cette hésitation dure peu si l'on étudie à un fort grossissement des préparations bien fixées et bien colorées, et l'existence de bâtonnets distincts les uns des autres devient absolument évidente par l'examen des grandes formes (fig. 27-31). En outre il arrive assez souvent que l'on rencontre sur les coupes des parasites visibles par l'un des pôles : on voit alors les extrémités des bâtonnets qui apparaissent comme des points et, en abaissant l'objectif, on voit ces éléments se prolonger dans la cavité de l'enveloppe (fig. 29).

Cet aspect est d'une netteté absolue et ne peut laisser le moindre doute sur la nature du contenu de l'enveloppe.

J'ai observé pour la première fois ces productions en janvier 1889 dans le rein d'une Épinochette provenant des environs de Paris ; je

les ai retrouvées depuis dans des individus de la même espèce que je devais à l'amabilité de M. le Dr Lesage, préparateur à la Faculté des sciences de Rennes.

Dans le rein de l'Épinochette nos organismes mesurent en moyenne 10 à 12 μ de longueur sur 5 à 8 μ de largeur. Je les ai toujours observés dans l'épithélium des tubes urinifères (fig. 25). Ils ne sont jamais à l'intérieur des cellules, mais entre celles-ci qui s'écartent pour leur constituer une sorte de loge (fig. 25′ V).

On en trouve souvent plusieurs sur la coupe d'un même tube. Ils affectent dans l'épithélium une position constante (fig. 25), l'extrémité où se trouve le noyau étant toujours dirigée vers la profondeur et l'extrémité opposée vers la surface épithéliale.

Ils peuvent d'ailleurs occuper dans l'épithélium des niveaux différents, et, tantôt on les trouve tout à fait à la base des cellules, tantôt vers la partie moyenne de ces éléments, tantôt enfin au voisinage de leur surface libre, de telle sorte que le pôle de l'ovoïde opposé au noyau vient affleurer cette surface et peut même faire saillie dans la lumière du tube.

J'ai retrouvé des productions semblables en très grand nombre dans l'épithélium intestinal d'une petite Perche de 7 à 8 centimètres de longueur. Elles étaient surtout abondantes dans l'épithélium des cæcums pyloriques.

Leur taille est ici un peu moindre que chez l'Épinochette et elles n'atteignent pas plus de 6 à 9 μ de long sur 4 à 6 μ de large.

Ces petits corps sont ici placés comme dans l'épithélium du rein, c'est-à-dire l'extrémité qui renferme le noyau tournée vers la profondeur. Comme partout où je les ai observés, ils sont placés entre les cellules.

J'en ai rencontré dans la cavité de l'intestin, mêlés aux résidus de la digestion : il est donc très probable qu'à un moment donné ils se trouvent ainsi expulsés.

J'en ai également observé dans l'épithélium du tube digestif de la Carpe. Ils sont un peu plus volumineux que chez la Perche et mesurent 12 à 15 μ sur 10 à 12 μ. Ils m'ont surtout paru abondants dans la muqueuse rectale. Ils offrent d'ailleurs la même disposition que dans la Perche : seulement leurs dimensions plus considérables permettent de mieux apprécier leur constitution.

Mais c'est dans l'épithélium des branchies de la Tanche que j'ai trouvé ces organismes avec les caractères les plus nets et que

leur étude m'a été le plus facile. Ils mesurent 15 μ sur 6 à 9 μ. Les bâtonnets sont relativement gros, très distincts les uns des autres et leur grosse extrémité présente une coloration rouge très nette après l'action de la safranine. Cette coloration toutefois est diffuse et ne rappelle en rien les caractères d'un noyau (fig. 29 à 31). De plus, c'est sur des coupes de branchies de Tanche que j'ai vu le plus souvent de ces parasites visibles par un des pôles (fig. 29), leur disposition étant ici beaucoup moins régulière que dans les épithéliums du rein et du tube digestif.

Enfin j'ai retrouvé ces corps dans le tissu conjonctif chez l'Ablette et le Vairon.

Chez ce dernier, je les ai observés en très grand nombre dans le tissu conjontif de l'ovaire, dispersés sans ordre entre les faisceaux. Ils ressemblent beaucoup à ceux des branchies de la Tanche, mais ils sont moins allongés (fig. 27 et 28) et souvent de forme irrégulière.

Ils mesurent en moyenne 15 μ sur 10 à 12. Dans cette forme, plus souvent qu'ailleurs, j'ai trouvé le noyau placé à côté des bâtonnets et non comme d'ordinaire à l'une des extrémités (fig. 27). Parfois aussi il m'a semblé voir les extrémités effilées et convergentes des bâtonnets plongées dans une masse granuleuse.

Dans le tissu conjonctif sous-cutané de l'Ablette, ils présentent la même taille et les mêmes caractères.

L'année dernière, en poursuivant ses belles recherches sur l'histologie des Poissons, mon excellent ami, M. le Dr Laguesse, actuellement chargé de cours à la Faculté de médecine de Lille, a eu également l'occasion de rencontrer ces parasites.

Il les a surtout observés chez les Crénilabres et a bien voulu me communiquer à ce sujet les renseignements qui vont suivre et pour lesquels je le prie de recevoir ici mes meilleurs remerciements.

On sait que, chez le Crénilabre, d'après les observations de M. le Dr Laguesse [1], les branches de la veine porte pénétrant dans le foie sont recouvertes d'une gaine de tissu pancréatique formant une sorte de manchon : c'est à la surface de ces manchons, et aussi dans le pancréas diffus répandu dans le mésentère, qu'il a observé les corps en question. Ils se tiennent en général vers la surface,

1. LAGUESSE, *Structure du Pancréas et Pancréas intra-hépatique chez les Poissons.* Comptes rendus de l'Acad. des sciences, janvier 1891.

accumulés en grande quantité dans des espaces d'aspect lymphatique, intermédiaires aux tubes sécréteurs de la glande et dans le tissu conjonctif sous-endothélial. Il y en a également un très grand nombre dans l'épithélium cylindrique du canal cholédoque et du canal pancréatique. On en trouve dans toute la hauteur de cet épithélium, mais de préférence vers la surface.

Ils présentent la même orientation que j'ai observée dans l'épithélium du rein et du tube digestif de la Perche et de l'Épinochette.

Leurs dimensions sont en moyenne de 9 à 12 μ de longueur sur 6 à 7 μ de largeur. M. Laguesse a reconnu nettement la membrane d'enveloppe : il a même rencontré des coques vides semblables à ces enveloppes, et dans certaines de ces coques, l'extrémité opposée au noyau, souvent allongée en une sorte de col, lui a paru percée d'un orifice. Malheureusement il n'a pas vu la sortie du contenu et il reste dans le doute relativement à la signification de ce fait. Il a également constaté la présence du corpuscule colorable que j'ai considéré plus haut comme un noyau. A l'autre extrémité, il signale une sorte de cupule assez épaisse, amincie sur ses bords, homogène, d'où semblent partir des traînées divergeant en éventail que l'on aperçoit en coupe optique comme des points ou des bâtonnets obliques.

On voit que les observations de M. Laguesse concordaient avec les faits que j'ai moi-même constatés; elles y ajoutaient un détail intéressant : l'existence de coques vides avec une ouverture, on verra plus loin que j'ai pu depuis confirmer et compléter cette observation.

Le seul point sur lequel nos descriptions diffèrent est l'existence de la petite cupule qu'il a vue à l'extrémité opposée au noyau.

Je crois que cette divergence tient simplement à ce fait que M. Laguesse n'a observé qu'une seule forme dont les dimensions sont très minimes. Sur les petites formes de l'Épinochette et de la Perche, j'avais d'abord cru à quelque chose de semblable et ce n'est qu'en reprenant leur étude, après avoir examiné les corps beaucoup plus volumineux que j'ai observés chez la Tanche et le Vairon, que j'en suis arrivé à considérer l'enveloppe comme identique sur toute son étendue.

Là se bornaient nos observations au moment où j'ai signalé l'existence de ces organismes.

La nature parasitaire de ces singuliers éléments me paraissait

dès lors bien certaine. Leur aspect, leur constitution intérieure, et surtout leur présence dans des tissus et des organes si divers ne pouvaient, me semblait-il, laisser place au moindre doute à cet égard.

Mais leurs affinités me paraissaient tellement obscures que je n'avais cru pouvoir les rapprocher d'aucun groupe de parasites.

J'ai pu depuis constater un fait, qui, je crois, montre nettement que ces organismes doivent être rangés parmi les Sporozoaires, et probablement rapprochés des Coccidies. Dans le tube digestif de la Perche, j'ai, en effet, observé chez eux certains phénomènes qui aboutissent, comme on va le voir, à l'expulsion des bâtonnets qu'ils contiennent. Cette observation, en faisant connaître la fin de leur cycle évolutif, marque bien leurs affinités avec les Sporozoaires; malheureusement les premiers stades de leur développement m'ont jusqu'ici échappé, ce qui ne me permet pas encore de leur assigner dans la classification une place définitive.

Je ne reviendrai pas ici sur ce que j'ai dit plus haut de leur disposition dans l'épithélium du tube digestif de la Perche. A côté des formes dont j'ai parlé, présentant un noyau qui offre tous les caractères d'un noyau normal, j'en ai observé d'autres chez lesquels ce noyau a subi une modification remarquable. Cet élément, au lieu de présenter de petits grains chromatiques épars dans sa masse et faciles à distinguer grâce à leur coloration plus vive, prend dans certains cas un aspect homogène particulier et se colore d'une façon très intense mais absolument uniforme. Dans d'autres cas, qu'il faut, je crois, considérer comme représentant un stade plus avancé, on observe une fragmentation irrégulière de ce noyau, devenu homogène, en un petit nombre de granules inégaux, deux ou trois le plus souvent.

En même temps la forme de l'enveloppe s'altère : elle perd son contour ovoïde et tend à devenir cylindrique (fig. 32, *e*). Puis on observe à l'extrémité opposée au noyau une ouverture dont le diamètre est tantôt inférieur, tantôt égal à celui de l'enveloppe (fig. 32, *o*). Dans un stade ultérieur, déjà vu par M. Laguesse, on trouve l'enveloppe vide, présentant souvent à sa partie centrale un amas allongé de petits granules fortement colorés (fig. 32, *r*) dont je n'ai pas exactement reconnu l'origine mais qui, dans beaucoup de cas, m'ont semblé provenir des fragments du noyau. J'ai pu enfin, assez fréquemment, retrouver sur les coupes des bâtonnets, en

partie encore contenus dans l'enveloppe, en partie expulsés. La figure 32 représente un cas où ces petits éléments (*b*) avaient tous abandonné l'enveloppe : la plupart se trouvaient dans la lumière du tube digestif, au voisinage de l'épithélium, d'autres étaient encore engagés entre les cellules. J'ai pu ainsi sur mes préparations suivre l'expulsion des bâtonnets dont les divers stades se trouvaient sur la série des coupes du tube digestif. Je n'ai pu, probablement à cause de l'extrême ténuité de ces éléments, distinguer dans leur intérieur rien qui ressemble à un noyau. Après cette expulsion, la coque se ratatine de plus en plus et on la trouve sous cet état dans l'épithélium d'où elle finit sans doute par être éliminée. Je rappelle ici que j'ai parfois, également chez la Perche, observé le parasite entier devenu libre dans la cavité du tube digestif. L'expulsion des bâtonnets ne semble donc pas toujours avoir lieu pendant le séjour du parasite dans l'épithélium.

Quant au sort ultérieur des bâtonnets, il m'est absolument inconnu, de même que les premiers états du parasite.

Il est impossible de n'être pas frappé de l'analogie qui existe entre les faits qui précèdent et ceux que présente l'évolution des Sporozoaires et en particulier celle de certaines Coccidies, par exemple les *Eimeria* chez lesquelles, comme on le sait, on trouve à la maturité le contenu du kyste divisé en corpuscules falciformes, de telle sorte que c'est ici le kyste tout entier qui répond à ce qu'on désigne sous le nom de spore chez les autres Coccidies. Toutefois, outre qu'ils ne se développent pas dans l'intérieur des cellules, les organismes qui font l'objet de ce travail diffèrent encore des *Eimeria* par un caractère qui me semble très important, je veux parler de l'existence dans l'enveloppe à côté des corps falciformes d'une véritable cellule représentée par un volumineux noyau et une très mince couche plasmique. La connaissance du développement de ces parasites en nous expliquant l'origine et la nature de cette cellule pourrait seule permettre de juger de son importance au point de vue qui nous occupe. Quoi qu'il en soit, il semble difficile d'homologuer cet élément avec le corps que l'on désigne souvent chez les Coccidies sous la dénomination absolument impropre de *noyau de reliquat* et qui n'a rien de commun avec un véritable noyau, n'étant constitué que par un amas de granulations sans importance physiologique et ne représentant que le rebut de la sporulation.

Chez nos organismes au contraire, nous avons un noyau véri-

table, en tout semblable à un noyau normal. Il est vrai que ce noyau comme la masse plasmique qui l'entoure semble, dans les stades évolutifs que nous connaissons, n'avoir plus aucun rôle à jouer et que l'on assiste à sa dégénérescence au moment de l'expulsion des bâtonnets. Mais, en admettant même que ce soit un élément comparable à une masse résiduelle, le fait seul de l'existence dans ces conditions d'un noyau ayant conservé les apparences d'un noyau normal serait encore un fait important, car elle impliquerait pour la formation des corps falciformes un processus tout à fait différent de ce que l'on connaît jusqu'ici chez les Coccidies.

En résumé, je crois que les faits que j'ai pu observer relativement à ces organismes doivent les faire considérer comme appartenant au groupe des Sporozoaires. Leurs affinités les plus marquées me paraissent être avec les Coccidies, et ils me semblent surtout voisins des *Eimeria*. Mais la connaissance de leurs premiers états est indispensable pour reconnaître la valeur des caractères qui permettront de les rapprocher ou de les éloigner des formes jusqu'ici connues [1].

Explication de la Planche XII.

Fig. 1 à 12. *Coccidium cruciatum.* — Fig. 13 et 14. *C. sp.* — Fig. 15, 25. *C. minutum.* — Fig. 25, 31. Sporozoaires indéterminés.

Fig. 1. — Masse brunâtre du foie du *Caranx trachurus*, renfermant des kystes de *Coccidium cruciatum* (*c*); — état frais.

Fig. 2. — Une de ces masses vue sur une coupe du foie. *h*, cellules hépatiques; — L, lumière d'un vaisseau; — *g*, globules sanguins; — *x*, paroi du vaisseau; — *m*, enveloppe conjonctive de cette masse se continuant avec la tunique adventice du vaisseau; — *c*, kyste de *C. cruciatum* renfermant encore ses quatre spores; — *c'*, kyste vide; — *o*, substance finement granuleuse dans laquelle sont plongés les kystes; — *k*, granulations d'un jaune foncé éparses dans la substance granuleuse.

Fig. 3. — Un kyste de *C. cruciatum* isolé. État frais. *k*, enveloppe du kyste; — *sp*, spores.

Fig. 4. — Spore isolée. *e*, enveloppe de la spore; — *b*, bourrelet marquant la ligne de suture des valves; — *g*, globules réfringents représentant une masse résiduelle.

Fig. 5. — Spore entr'ouverte. *b*, bourrelet; — *v*, *v'* les valves écartées.

Fig. 6 et 7. — Spores après l'action du liquide de Flemming et d'un colorant non électif; — *e*, enveloppe; — *f*, corps falciformes recourbés et semblant interrompus au niveau du bourrelet de l'enveloppe (*b*).

Fig. 8. — Spore vue par une de ses extrémités. *e*, enveloppe; — *b*, bourrelet; — *f*, les quatre extrémités des deux corps falciformes; — *r*, globules représentant la masse résiduelle (même traitement que précédemment).

Fig. 9, 10, 11. — Spores après coloration à la safranine. *e*, enveloppe; — *f*, corps falciformes; — *n*, leurs noyaux.

Fig. 12. — Aspect assez fréquent des spores précédant probablement le développement complet des corps falciformes. *f*, masses de plasma représentant ces éléments; — *n*, noyaux; — *e*, enveloppe de la spore.

Fig. 13. — Kyste du *Coccidium* du foie de la Sardine. État frais. *k*, membrane du kyste; — *sp*, spores.

Fig. 14. — Spore, mêmes lettres que figures 9, 11.

1. Travail du Laboratoire de M. le professeur Balbiani au Collège de France.

Fig. 15. — *C. minutum* de la Tanche. Kyste à l'état frais. — *k*, membrane du kyste ; — *pl*, masse plasmique. — État frais.

Fig. 16 et 17. — *k*, membrane ; — *pl*, masse plasmique rétractée au centre du kyste. — État frais.

Fig. 18. — Le contenu du kyste s'est divisé en quatre sporoblastes (*sb*). *k*, enveloppe du kyste. — État frais.

Fig. 19. — Kyste renfermant quatre spores (*sp*). *k*, membrane.

Fig. 20. — *C. minutum* sur une coupe après coloration à la safranine. — *k*, membrane ; — *pl*, plasma renfermant de gros granules ; — *n*, noyau ; — *i*, petits grains colorés.

Fig. 21. — Kyste présentant un noyau en karyokinèse; — mêmes lettres que dans la figure 20. — Safranine.

Fig. 22. — Kyste renfermant quatre sporoblastes. — *k*, membrane ; — *sb*, sporoblaste, — *n*, leurs noyaux.

Fig. 23. — Kyste avec quatre spores (*sp*) renfermant chacune deux corps falciformes (*f*). — *n*, noyaux des corps falciformes.

Fig. 24. — Fragment d'une coupe d'une des petites masses brunâtres renfermant le *C. minutum*. — *a*, grandes cellules finement granuleuses ; — *n*, leurs noyaux ; — *c*, Coccidie renfermée dans une cellule.

Fig. 25. — Portion d'une coupe d'un tube du rein d'Épinochette. — *r*, cellules épithéliales du tube du rein ; — V, sorte de loge creusée entre deux de ces cellules ; — S, parasite renfermé entre ces cellules.

Fig. 26. — Un de ces parasites, de l'épithélium des cæcums pyloriques de la Perche. — *e*, enveloppe ; — *n*, noyau ; — *b*, bâtonnets.

Fig. 27 et 28. — Deux de ces organismes du tissu conjonctif de l'ovaire du Vairon. Même lettres.

Fig. 29-31. — Parasites de l'épithélium des branchies de la Tanche.

La fig. 29 représente un de ces corps vu par un pôle. — *b*, les extrémités des bâtonnets.

Fig. 32. — Portion de l'épithelium d'une coupe de l'intestin de la Perche avec un parasite dont les bâtonnets viennent d'être expulsés, — *c*, cellules épithéliales avec leur plateau — *n*, leurs noyaux — *e*, enveloppe du parasite — *o*, ouverture de cette enveloppe. — *N*, noyau du parasite, ayant pris un aspect homogène. — *R*, petite masse granuleuse occupant la partie centrale de l'enveloppe. — *b*, bâtonnets qui viennent d'être expulsés dans la lumière du tube digestif.

LES GRANULATIONS DE PACCHIONI

LES LACUNES VEINEUSES DE LA DURE-MÈRE

Par le Dr TROLARD,
Professeur à l'École de médecine d'Alger.

(*Suite et fin* [1]).

DISCUSSION.

Nature pathologique de la granulation. — Il n'est plus guère possible aujourd'hui de soutenir l'origine pathologique des granulations. Cependant, en raison de la dernière tentative faite dans ce sens par Ch. Labbé, et bien que cette tentative n'ait pas eu beaucoup de succès [2], il faut encore revenir sur ce point, et examiner la théorie de ce dernier auteur.

Après avoir établi — on verra comment plus loin — que les granulations méningiennes ont la dure-mère comme unique origine, voici comment il explique leur mode de développement : « La circulation est peu active dans l'intérieur des lacs sanguins, puisqu'ils n'entrent en jeu qu'au moment où les sinus et les veines encéphaliques sont engorgés. Ils contiennent toujours du sang, mais ce sang n'est renouvelé qu'à intervalles assez inégaux. Il en résulte que le sang qu'ils renferment tend à laisser déposer sa fibrine, et cette fibrine vient s'accumuler, de préférence, sur la partie la plus déclive de la dilatation, c'est-à-dire sur la paroi inférieure. La présence de la fibrine détermine à ce niveau un travail irritatif qui a

1. Voir le numéro de janvier 1892.
2. « Sans nous croire autorisé à y adhérer formellement, nous devons dire qu'elle (l'opinion de Labbé) a, à notre connaissance, la faveur de quelques anatomistes français. » D. *Dict. encycl. des Sc. méd.*

pour résultat la formation de petites granulations de nature conjonctive, lesquelles peuvent ensuite s'infiltrer de sels calcaires. En un mot, il se produit là quelque chose d'analogue à ce qu'on observe dans les dilatations variqueuses lorsqu'il se forme des phlébolithes. Ces granulations, à la longue, finissent par remplir plus ou moins le lac sanguin, détruisent en partie la paroi supérieure de l'ampoule et usent les pariétaux dans le point correspondant.

« On pourrait objecter qu'il existe des corpuscules de Pacchioni qui semblent indépendants des lacs sanguins de dérivation. Mais, en y regardant de près, il est facile de constater, au-dessous de ces amas de granulations, des faisceaux entrecroisés de tissu conjonctif, en tout analogues à ceux que nous avons signalés dans la paroi inférieure de la dilatation. Il est donc probable qu'on est en présence de dilatations qui ont été oblitérées par le développement progressif des granulations méningiennes. En poussant du reste une injection solidifiable dans le sinus longitudinal supérieur, on peut toujours retrouver la communication primitive de l'ampoule veineuse avec le sinus...

« Les granulations se développeraient donc primitivement dans les lacs sanguins. Or, comme la paroi inférieure de ces derniers est fort mince, le travail irritatif provoqué par la présence de la fibrine, peut très bien se transformer, à travers cette paroi, jusqu'à l'arachnoïde, qui à ce niveau est unie à la dure-mère par l'intermédiaire des veines. Ce qui donnerait une grande vraisemblance à cette opinion, c'est que d'abord on voit manifestement certaines granulations passer entre les mailles de la paroi inférieure des lacs sanguins et se diriger vers l'arachnoïde, mais sans y adhérer, ce qui prouve bien que leur origine première est dans les lacs sanguins et non dans l'arachnoïde. C'est qu'en second lieu, les granulations de la membrane séreuse se trouvent constamment en regard de celles de la dure-mère et qu'elles sont unies intimement à cette dernière.

« Ce que nous venons de dire s'applique surtout aux granulations qui avoisinent le sinus longitudinal supérieur. Si les lacs sanguins de la tente du cervelet, lorsqu'ils existent, ne contiennent presque jamais de corspucules, cela tient à leur disposition anatomique. Ils ne jouent pas seulement un rôle de sûreté par rapport aux sinus latéraux; ils sont encore l'aboutissant d'une partie des veines du cerveau. De plus, leur paroi inférieure est percée d'un orifice consi-

dérable par lequel s'abouche une veine du cervelet : toutes circonstances qui font que le sang ne stagne pas dans leur intérieur. Le sang ne stagnant pas, il ne se produit pas de dépôt de fibrine, et partant pas de granulations. L'exception ici confirme la règle. »

L'exposé seul de la théorie suffirait à la faire rejeter; mais il ne faut pas oublier que les opinions auxquelles il ne manque qu'une base sont toujours celles qui ont le plus de chances de vivre longtemps et d'être à tout propos mises en avant; c'est pourquoi je crois devoir la combattre.

Il ne s'agit que d'une théorie, en effet. D'abord, il eût été facile à M. Ch. Labbé de rencontrer les différents stades d'organisation de ses caillots de fibrine; il eût pu, dans ses nombreuses dissections, trouver de simples dépôts fibrineux, et entre ces dépôts et la villosité constituée nous montrer leur évolution successive. Or, dans les quelques observations pathologiques qu'il apporte à l'appui de sa démonstration, il n'est nullement fait mention d'une preuve qui eût été irréfutable. Dès leur apparition, alors même qu'elles ont encore un très petit volume, on a vu, au contraire, qu'elles ont une structure propre, avec des caractères très nets.

Si nous passons aux autres arguments, on verra qu'ils ne sont pas plus fondés que le premier.

La circulation veineuse est peu active dans les lacs sanguins. Cela est très probable; mais, dans la région crânienne, pour ne parler que de celle qui nous occupe, manque-t-il de canaux veineux où la circulation est loin d'être active aussi? Le sinus pétreux supérieur, le sinus coronaire, le sinus transverse, le sinus longitudinal inférieur, par exemple, ont évidemment une circulation très lente. Y voit-on des productions fibrineuses?

Ch. Labbé admet, il est vrai, que les granulations sans lacune étaient primitivement contenues dans une cavité veineuse qui a disparu. « Il est donc probable qu'on est en présence de dilatations qui ont été oblitérées par le développement progressif des granulations », et la preuve en est que « l'on constate au-dessous des amas de granulations des faisceaux entrecroisés de tissu conjonctif, en tout analogues à ceux que nous avons signalés dans la paroi inférieure des dilatations. » Ce tissu feutré qui existe au-dessous des corpuscules n'est autre, comme on l'a vu, que celui du feuillet profond de la dure-mère, et à travers les mailles duquel se sont insinuées les granulations. Cette prétendue preuve n'a donc aucune

valeur. Au surplus, il est impossible d'admettre que la calotte des lacunes veineuses ne disparaisse que juste dans les points où les villosités ont le plus petit volume, tandis que là où les lacunes sont volumineuses et occupées par de volumineuses granulations l'enveloppe durale persisterait toujours, en plus ou moins grande quantité. En effet, s'il en était ainsi, on devrait rencontrer pour les granulations sans coque durale, des états intermédiaires montrant les différentes phases de la résorption de cette coque. Or, ces modifications successives n'ont pas été signalées par l'auteur, et, pour ma part, je ne les ai jamais vues non plus. La vérité est, comme il a été dit plus haut, qu'il y a des villosités arachnoïdiennes sans connexions avec les veines, les sinus et les lacs sanguins, notamment dans les fosses frontales et à la partie moyenne de la faux du cerveau.

Quant à l'exception qui confirme la règle et dont parle Ch. Labbé à propos des cavités veineuses de la tente cérébelleuse, on ne saurait y trouver cette prétendue confirmation. Cet auteur n'a pas fait la restriction que j'ai établie depuis bien longtemps entre les ampoules veineuses, dues réellement à une dilatation propre des veines, et les cavités intra-durales, auxquelles seules je réserve, ainsi que je l'ai dit plus haut, le nom de lacs sanguins ou de lacunes veineuses; il a donc comparé des organes qui n'étaient pas comparables, et par suite ses déductions ne peuvent être admises.

Faut-il faire ressortir le siège au moins singulier qui serait choisi par la nature pour y déposer des *phlébolithes*? Ce serait l'organe le plus délicat peut-être de l'organisme qui aurait été désigné pour recevoir une production pathologique, que l'on peut considérer comme constante à partir d'un certain âge. On verrait d'un côté les appareils de sûreté se multiplier autour de l'encéphale (lacunes veineuses, lacunes diploïques, structure particulière des canaux veineux, disposition ingénieuse des artères encéphaliques [1]); et d'un autre côté quelques-uns de ces appareils, les lacunes, entraîner une prédisposition, en quelque sorte fatale, aux concrétions fibrineuses. Une telle contradiction est au moins très surprenante; la nature fait ordinairement mieux les choses.

Au surplus, s'il était besoin encore de nouveaux arguments, il suffirait de faire remarquer que le point de départ de M. Ch. Labbé

1. Voir *Appareil veineux des artères encéphaliques*. in *Journal de l'anatomie*, novembre 1890.

est inexact. Cet auteur affirme que les villosités ont leur point d'origine dans la dure-mère: on verra plus loin comment il établit ce point de départ.

Wellenbergh ne serait pas éloigné de voir dans les granulations une altération pathologique : « Blandin paraît déjà avoir appelé l'attention sur ce point. Il considérait les granulations comme des productions pathologiques créées sous l'influence de quelque irritation, spécialement de la céphalalgie, de la migraine, etc. Cette opinion peut encore être soutenue aujourd'hui, car si le siège anatomique de la migraine doit être localisé dans les troubles du grand sympathique, il est évident que ceux-ci peuvent avoir pour résultat des modifications dans la circulation et par suite même des congestions cérébrales. Soit que cette névrose amène une hyperhémie artérielle ou une stase veineuse, l'une et l'autre favoriseront la formation des glandes, grâce à la présence des lacunes veineuses qui existent dans la dure-mère de l'homme adulte... »

Ainsi, les seuls migraineux ou névralgiques faciaux, à quelque titre que ce soit, pourraient justifier la production de leurs corpuscules méningiens. A ce compte, il y aurait en ce bas monde joliment de névralgiques; ou bien, il faudrait admettre une autre cause pathologique amenant les mêmes effets. Alors, dans quelle proportion les deux — s'il n'y en a que deux — se partageraient-elles le résultat? Pour ce qui a trait à l'étiologie névralgique, je dirai que chez les indigènes de l'Algérie, qui ne passent cependant pas pour être tourmentés par *les nerfs*, j'ai toujours trouvé les granulations en aussi grande importance que chez les Européens. Je viens d'en avoir encore tout récemment un exemple bien probant sur trois indigènes décapités. Quoique encore jeunes, ils étaient abondamment pourvus des plus belles granulations; l'un d'eux avait au niveau de la partie moyenne de la suture bi-pariétale une cavité lacunaire envahie par celles-ci, et qui mesurait quatre centimètres de longueur. Entre les raffinés de la civilisation, qui ont inventé les *vapeurs*, et les barbares, il n'y a donc pas de différence.

L'origine pathologique des corpuscules méningés me paraît donc devoir être définitivement classée aujourd'hui. Etant donné qu'il s'agit d'un produit normal, il reste dès lors à en discuter le point d'origine, le mécanisme qui préside à sa formation et la structure, laquelle, cependant, à part quelques dissidences de détail et de peu d'importance du reste, est aussi bien déterminée que possible.

Point d'origine. — Je m'en tiendrai à discuter l'opinion de Labbé, la dernière en date. Pour cet auteur, la granulation naît de la dure-mère. Voici quels sont ses arguments : « .... Les lacs sanguins préexistant aux corpuscules, nous dirons que les premiers donnent naissance aux seconds. Pour soutenir cette manière de voir, nous nous appuierons principalement sur cette remarque, sur laquelle nous reviendrons d'ailleurs, c'est que nous avons rencontré plusieurs fois et, en particulier, chez de jeunes sujets, des granulations méningiennes, situées dans un lac sanguin, alors qu'on n'en distinguait en aucun autre point des méninges et que l'arachnoïde n'en présentait nulle trace. Ainsi, premier fait qui nous paraît incontestable : *les granulations que l'on trouve dans la dure-mère prennent naissance dans cette membrane et se développent dans les lacs sanguins de dérivation.* »

Voilà une conclusion que je me permets de trouver bien hâtive; car un fait observé *plusieurs* fois n'est pas suffisant pour généraliser immédiatement. De plus, l'auteur a oublié de relever quel était l'état de l'arachnoïde au-dessous des granulations constatées dans la dure-mère. Il a pu arriver, en effet, que dans les cas de M. Labbé, l'arachnoïde n'avait de granulations que celles qui s'étaient déjà introduites dans la dure-mère et qui ont été déracinées quand on a soulevé cette méninge pour rechercher l'existence d'autres granulations. Les faits n'ont donc pas été rigoureusement constatés, ou bien leur petit nombre, en cas d'observation rigoureuse, ne saurait infirmer les multiples observations d'autres anatomistes.

M. Labbé invoque ensuite, en y insistant beaucoup, deux observations de Faivre, observations qu'il déclare « précieuses à enregistrer ».

« Chez un homme de trente-cinq ans, d'une constitution athlétique, mort à la suite d'une angioleucite, à peine quelques granulations dans la dure-mère.

« Enfin, chez une femme de soixante-dix ans, qui avait succombé à une apoplexie séreuse, la dure-mère n'offrait que de rares corpuscules, qu'il nous a fallu un examen attentif pour découvrir. Ce dernier cas est le plus anormal, d'après les lois de développement général telles qu'elles ont été posées. Nous devons dire que nous avons toujours trouvé les glandes développées sur le feuillet viscéral de l'arachnoïde. » Comment s'expliquer que M. Labbé ait vu dans ces faits des arguments favorables à sa thèse? Faivre, voulant mon-

trer quelques exceptions à une loi générale de développement, cite ces deux cas, dans lesquels contre son attente il ne trouve que très peu de granulations dans la dure-mère. Labbé en conclut que celles-ci se sont développées dans celle-là... Mais ce qui est au moins singulier, c'est que la dernière phrase de Faivre soit invoquée comme un argument triomphant...

Quant à l'origine pie-mérienne, qui n'est soutenue que par les partisans d'une production pathologique, je n'en parlerai pas, puisque plus haut j'ai donné les raisons qui me portent à repousser leur opinion.

Mécanisme de la formation des granulations.

« ... Nous disions plus haut (et nous nous servons à dessein de ces expressions) que le liquide céphalo-rachidien produit ou détermine la production des granulations méningiennes; c'est, en effet, une question difficile de savoir si les granulations sont formées directement ou indirectement par le liquide encéphalique. Elles peuvent être formées directement puisque l'analyse chimique nous a montré que le liquide encéphalique contient ces dépôts, mais ces sels sont en très petite quantité. Elles peuvent être formées indirectement par suite de la pression que le liquide céphalo-rachidien peut exercer sur les veines cérébrales au voisinage du sinus... On peut dire que les granulations sont directement formées par des exsudations veineuses; que celles-ci sont déterminées soit par un ralentissement de la circulation artérielle comme chez les vieillards, soit par un obstacle apporté au cours du sang veineux retournant au sinus, obstacle normal ou morbide... »

Telle est l'opinion de Faivre, qui semble ne pas attacher une grande importance à l'*action directe* du liquide encéphalique et admettre plutôt une *action indirecte*. Il est surprenant qu'un esprit aussi judicieux, ayant à choisir entre une explication purement hypothétique et une explication basée sur l'expérience de Magendie, expérience qu'il cite cependant, se prononce pour la première qui ne repose sur rien. Comment, en effet, des extravasations veineuses pourront-elles déterminer la formation de produits « dont les caractères extérieurs sont si tranchés, l'évolution si régulière, l'existence si constante »? Ces produits, ces organes, devrais-je dire, seraient donc dépendants pour leur genèse et leur entretien d'extravasations dont il eût fallu d'ailleurs montrer les

phases d'organisation. Le développement des corpuscules tel que je l'ai indiqué n'est-il pas beaucoup plus simple et plus conforme aux voies et moyens employés par la nature? Il n'est pas besoin de faire appel à des conditions mal déterminées et par suite dangereuses pour un organe aussi susceptible que le cerveau.

Faivre était, il est vrai, préoccupé de l'idée d'avoir une granulation toute faite aux dépens des matériaux solides du liquide encéphalique, et de pousser sa granulation ainsi constituée dans l'invagination arachnoïdale. En invoquant la pression du liquide comme cause déterminante de ladite invagination [1], il lui eût fallu y introduire le tissu cellulaire sous-arachnoïdien, et sa théorie préconçue eût été contrariée. Il a subi l'entraînement que les observateurs les plus consciencieux subissent malgré eux quand ils ont un objectif déterminé d'avance; je constate le fait, et me garderai bien de lui en faire un reproche, car c'est là un défaut auquel échappent bien peu de chercheurs; et je ne me dissimule pas que, malgré toute intention de ne pas être entraîné par un objectif, je ne suis pas à l'abri de l'objection que je fais à l'éminent anatomiste.

Key et Retzius ne disent rien du mécanisme de la production des corpuscules méningiens, mais ils établissent, comme on l'a vu, l'identité de structure du contenu de la granulation avec le tissu cellulaire sous-arachnoïdien et la continuité directe des deux tissus.

Quant à M. Labbé, il repousse l'action du liquide céphalo-rachidien. « Si, en effet, le liquide jouait vis-à-vis de l'arachnoïde le rôle d'un excitant capable de déterminer l'évolution des granulations, ces dernières proémineraient du côté de la face interne du feuillet viscéral de l'arachnoïde, du côté, en un mot, qui est baigné par le liquide. Au contraire cette face interne, ainsi que le reconnaît lui-même M. Faivre, est complètement lisse, tandis que l'externe présente des franges plus ou moins saillantes. » Évidemment, la bonne foi de M. Labbé ne saurait être mise en doute; mais on avouera que c'est pousser un peu loin le désir de prouver quand même. Personne n'a jamais dit que le liquide céphalo-rachidien agissait comme excitant, ni même fait allusion d'aussi loin que ce

1. Pourtant, il ne nie pas l'influence de cette pression : «... Admettant maintenant qu'il existe sur l'arachnoïde une série de granulations méningiennes, on conçoit facilement que soulevées sans cesse par le liquide sous-jacent, elles exercent sur la dure-mère, aux côtés du sinus, une pression constante... » Comme on voit, il n'admet cette action que postérieurement à la formation de la granulation, tandis que je le considère comme la cause déterminante de cette formation.

soit au rôle pathologique qu'un liquide physiologique aurait ainsi à jouer. Il n'a été question que de la pression déterminée par le liquide céphalo-rachidien; il n'y a donc pas lieu de s'étonner que ce liquide en comprimant la face profonde de l'arachnoïde n'ait pas soulevé cette membrane du côté où agissait la pression, c'est-à-dire du côté de l'espace sous-arachnoïdien.

Pourquoi n'y a-t-il pas de granulations sur l'arachnoïde médullaire, puisque du côté de la moelle le liquide encéphalo-rachidien est soumis à la même tension que du côté du cerveau; et, pourquoi l'enfant n'a-t-il pas de granulations cérébrales?

A la première objection, il est très facile de répondre. Il suffit de rappeler que, dans le rachis, la dure-mère ne se comporte pas comme au crâne par rapport aux os; elle en est séparée, au rachis, par des veines sinusiennes, mais dépressibles, et par de véritables coussinets d'une graisse fluide et mobile. Quelle que soit la pression du liquide céphalo-rachidien, quelle que soit la quantité de ce liquide, notamment au niveau du renflement sacro-lombaire, la dure-mère refoulée par le liquide aura largement de quoi s'étendre, pour ainsi dire à volonté. Ce n'est plus, comme on voit, la disposition crânienne, où le peu d'extensibilité de la dure-mère amène la dissociation de ses faisceaux sous l'influence des pressions sans cesse répétées du liquide.

Ce qui me paraît venir corroborer l'interprétation que je donne à l'absence de granulations sur l'arachnoïde viscérale spinale, c'est qu'au niveau ou un peu au-dessous du trou occipital, c'est-à-dire là où la dure-mère est adhérente, on aperçoit assez souvent des petits points blancs, lactescents, qui ne sont autres que des corpuscules à l'état naissant.

Quant à la deuxième objection tirée de l'absence de granulations chez l'enfant au-dessous d'un certain âge, on peut y répondre également par l'observation anatomique. Chez l'enfant, au-dessous de l'âge de huit à dix ans, on sait que le canal rachidien est relativement beaucoup plus considérable que chez l'adulte; ainsi au niveau des lombes, le diamètre transversal de ce trou, au moment de la naissance, a 12 millimètres et il n'aura jamais que 20 à 22 millimètres chez l'adulte; le diamètre antéro-postérieur est de 8 millimètres et n'atteindra que 15 chez l'adulte. C'est dire que dans la région lombaire et sacrée supérieure, le cul-de-sac méningé pourra

emmagasiner une grande quantité de liquide céphalo-rachidien, une quantité relativement supérieure à celle qu'il loge chez l'adulte. Conséquence : dans le crâne, le liquide n'atteindra jamais une forte tension chez l'enfant.

Si l'on ajoute que la soudure osseuse de l'arc postérieur des vertèbres lombaires et sacrées supérieures aux corps vertébraux ne se fait qu'à partir de huit ans et n'est terminée que quelques années après, on verra que le cul-de-sac pourra, si besoin est, se dilater encore, puisqu'il n'est pas enfermé dans des parois absolument inextensibles.

Il faut aussi tenir compte chez l'enfant, dans les premières années tout au moins, de l'état des parois du crâne. Pendant la période fontanellaire, l'extensibilité de ces parois permet un jeu facile du liquide cérébro-spinal. Les fontanelles sont, il est vrai, ossifiées vers la fin de la deuxième année. Mais il n'est pas rare de ne voir l'ossification les envahir que plus tard; j'ai vu, pour ma part, la fontanelle antérieure persister chez des enfants de quatre et cinq ans. Pacchioni, d'après S. Pozzi, a observé une des fontanelles latérales postérieures chez un jeune homme de dix-neuf ans. Pour peu que quelques-unes des fontanelles anomales présentent aussi du retard dans leur disparition, on aura l'explication de l'apparition tardive des granulations chez certains sujets.

Je ne crois pas qu'il faille faire intervenir, comme on l'a fait, une mobilité des parois solides du crâne qui serait possible grâce à la persistance des cartilages suturaux pendant un certain nombre d'années; mais ce qui n'est pas négligeable, à l'appui de la thèse que je soutiens, c'est le développement des parois relativement plus rapide à l'âge jeune qu'à aucun autre âge. Il y a, à ce moment, une période d'activité de développement qui permet à la boîte crânienne de se prêter à l'expansion des centres nerveux et de leur enveloppe liquide, sans déterminer sur ceux-ci de pression appréciable. Mais vienne l'ossification des cartilages, le parallélisme de développement entre le contenu et le contenant tendra à se rompre; la couche liquide diminuera; une certaine pression s'établira; la masse nerveuse plus rapprochée de la paroi osseuse y laissera des empreintes de circonvolutions.

Il existe donc, dans le jeune âge, une disposition anatomique qui permet d'abord au liquide céphalo-rachidien de continuer à baigner largement l'encéphale jusqu'à une certaine époque, et qui

permet ensuite au liquide repoussé de la cavité crânienne de se réfugier à la partie inférieure du rachis; la tension du liquide n'est donc pas à ce moment ce qu'elle sera plus tard.

Plus tard, le canal rachidien ne se développant pas proportionnellement à la poche lombo-sacrée d'une part, et d'une autre part, l'arc postérieur des vertèbres de cette région se soudant au corps vertébral, l'expansion de ladite poche sera restreinte, eu égard à sa dilatabilité des premiers temps. Le liquide refoulé n'y affluera plus aussi facilement; de là son augmentation de tension, et par suite formation des boursouflures arachnoïdales, lesquelles trouvant des voies ouvertes dans la dure-mère crânienne, ainsi que cela a été dit, s'engageront dans ces voies et deviendront des granulations.

Je reconnais qu'il serait utile d'apporter la preuve expérimentale de la différence de tension du liquide céphalo-rachidien aux différents âges; mais d'une part, étant données les difficultés de l'opération, laquelle a fourni des résultats si différents entre les mains de très habiles expérimentateurs, j'ai reculé devant la tâche. D'un autre côté, il ne faut pas oublier que les animaux, le chien entre autres, qui servent à ces sortes d'expériences, ne peuvent être pris comme termes de comparaison avec l'homme, en raison de leur petite quantité de liquide céphalo-rachidien extérieur et en raison aussi du développement de leur rachis qui n'est pas comparable à celui du rachis humain. Je crois donc qu'il faudra encore attendre longtemps la démonstration expérimentale; il est, par conséquent, permis de raisonner par voie d'induction. Or, à moins que je ne m'abuse, il me semble que dans les faits anatomiques exposés il y a une telle filiation qu'on ne peut m'accuser d'être allé trop loin dans cette voie ; et, sans pouvoir conclure d'une façon formelle, je crois qu'on peut admettre l'explication comme rationnelle.

Mais pourquoi, dira-t-on, chercher à expliquer le mécanisme de la formation des granulations? Pour la même raison que l'on cherche, par exemple, l'explication du développement anormal d'une bourse séreuse normale ou de sa disparition, ou de la création d'une bourse séreuse anormale. Pour beaucoup d'autres organes, on recherche le pourquoi de certaines dispositions dans l'embryogénie. Pour les organes en question, on ne peut s'adresser à elle, puisque ceux-ci n'apparaissent qu'à partir d'un certain âge. On est donc tout porté à porter ses investigations du côté des modifications subies par des éléments déjà existants.

Structure. — Voici comment Faivre s'exprime au sujet de la structure de la granulation : « Lorsqu'on examine à un grossissement de 500 diamètres les corpuscules de l'arachnoïde ou de la dure-mère, on y reconnaît deux parties : 1° une masse de tissu cellulaire très fin, à mailles entrecroisées en tous sens; 2° au centre de cette masse un groupe de granulations très nombreuses et très fines qu'on distingue difficilement au milieu du tissu épais et serré qui les entoure. »

« .... Le tissu cellulaire des corpuscules présente des caractères parfaitement semblables à ceux du tissu cellulaire sous-arachnoïdien.... » Quant à la matière inorganique qui constitue les fines granulations contenues dans les corpuscules, elle est composée de carbonate de chaux, de phosphate de chaux et de silice.

C'est le corpuscule ainsi constitué, tissu cellulaire et matière inorganique, que Faivre introduit dans la vésicule arachnoïdienne.

On verra plus loin, à propos des usages des corpuscules, que cet auteur attribue une grande importance à la présence de la matière inorganique; pour le moment, on voit que la structure de la granulation méningienne, telle que la comprend Faivre, c'est-à-dire avec le *corpuscule* cellulo-calcaire introduit dans la *vésicule* arachnoïdienne, est en tout semblable à celle que j'en ai donnée, sauf en ce qui concerne le dépôt calcaire qui, suivant moi, n'apparaîtrait qu'à la période ultime de la granulation.

Quant à la description de Key et Retzius, elle me paraît, comme je l'ai dit, plus théorique que pratique. Le besoin qu'ils avaient de faire concorder leurs idées sur les usages des granulations avec une structure histologique de celles-ci, explique seule un pareil luxe de détails, que ne confirme pas l'observation.

USAGES

Puisque les granulations méningées ne sont pas des produits pathologiques, leur existence, pour ainsi dire constante à partir d'un certain âge, ne peut s'expliquer si on ne leur attribue pas une fonction; dans les organismes vivants, il n'est pas d'organe si petit, si élémentaire qu'il soit, qui n'ait sa raison d'être. D'un autre côté, le développement de ces organes plus considérable chez l'homme que chez les autres animaux doit éloigner toute idée de les considérer comme des éléments rudimentaires, représentant les

vestiges d'organes plus développés dans d'autres organismes. Ils doivent donc servir à quelque chose chez l'homme.

Il n'y a pas lieu de revenir sur l'opinion de Pacchioni; la question sur ce point est définitivement jugée.

Théorie de Faivre. — Après Pacchioni, il faut venir jusqu'à Faivre pour voir se produire une nouvelle théorie : « La structure nous a déjà révélé que les granulations méningiennes ne sont que des concrétions de phosphate et de carbonate de chaux enkystées dans les mailles du tissu cellulaire.... Nous venons de montrer que les granulations méningiennes se rattachent à une grande classe de produits qui se forment normalement dans les enveloppes du cerveau... C'est au niveau de la scissure longitudinale que le liquide céphalo-rachidien est en plus grande quantité, c'est en ce point que son écoulement se faisant avec lenteur, il s'extravase sur la convexité des hémisphères; d'autre part, c'est aussi le long de cette scissure que se rencontrent les granulations méningiennes. Ne seraient-elles pas un dépôt formé en ce point par le liquide encéphalique? Pour vérifier cette hypothèse, examinons si la composition du liquide céphalo-rachidien, les variations qu'il peut subir selon l'âge et les maladies, sa manière d'agir sur les méninges, ne seraient pas en rapport avec les résultats auxquels l'observation nous a déjà conduit au sujet des granulations méningiennes. Le liquide encéphalique contient les matières inorganiques qui constituent les concrétions méningiennes. (Suivent deux analyses donnant les proportions de sous-carbonate de soude, 0,060, et de phosphate et de carbonate de chaux, 0,009.) Ainsi, les mêmes matières qui constituent le dépôt des granulations méningiennes se rencontrent aussi normalement, sauf la silice, dans la constitution du liquide céphalo-rachidien; mais il est vrai de dire qu'elles y sont en très petite quantité. » Il s'appuie ensuite sur la pathologie et l'anatomie comparée. « Que faut-il conclure de tous ces rapprochements entre les granulations méningiennes et le liquide encéphalique? N'existe-t-il pas une intime corrélation entre ces deux produits anatomiques? » Il donne alors l'explication basée sur l'exsudation veineuse, dont il a été question plus haut à propos du mécanisme, et conclut enfin ainsi : « Nous pensons qu'il faut voir dans les granulations des produits d'excrétion, de dépôt, d'élimination, dont l'âge détermine normalement la production. Le sang et le liquide céphalo-rachidien

se débarrassent ainsi d'une partie des substances inorganiques qu'ils renferment et qui tendent incessamment à voyager de l'intérieur à l'extérieur des méninges. »

A cette théorie j'objecterai d'abord que la nature se serait montrée bien maladroite en choisissant l'encéphale pour y loger des dépôts de déchets ; du côté du rachis, notamment au-dessous de l'extrémité inférieure de la moelle, au niveau du cul-de-sac méningé, elle eût trouvé un emplacement moins dangereux.

Je dirai en second lieu que la synovie des séreuses contient des carbonates et des phosphates de chaux en proportion plus notable que le liquide céphalo-rachidien, sans que pour cela la membrane d'enveloppe présente des appareils destinés à recevoir ces matières inorganiques. Ou bien alors, il faudrait admettre que seul le liquide céphalo-rachidien a besoin de se débarrasser de celles-ci, et qu'il se débarrasse seul d'une façon spéciale.

J'ajouterai en troisième lieu que de l'aveu même de Faivre qui reconnaît que les sels se trouvent toujours en *très petite* quantité dans les granulations, la fonction d'élimination confiée à ces dernières serait réduite à bien peu de chose, eu égard à l'importance de l'organe éliminateur ; quant à cette fonction, on ne s'expliquerait guère comment, si elle est indispensable, elle ne commence qu'à partir d'un certain âge.

Je dirai enfin que si les granulations ont pour mission d'emmagasiner les sels dissous dans le liquide céphalo-rachidien, elles ne retiennent que le carbonate et le phosphate de chaux et non les sels de soude ; quant à la silice, elle ne saurait parvenir du liquide sous-arachnoïdien, puisque celui-ci n'en contient pas.

L'opinion de Faivre ne me paraît donc pas devoir être admise ; voyons maintenant celle de Key et Retzius, les seuls qui aient, après lui, formulé une théorie sur les usages des granulations.

Théorie de Key et Retzius. — « Dans l'injection subarachnoïdale, qui est faite avec une pression très faible, le liquide injecté coule à travers les espaces arachnoïdaux, se dirige vers le cerveau et arrive aux mailles de la charpente fibreuse qui existe généralement aux environs des villosités arachnoïdales ; il coule dans ces dernières après avoir traversé le pédicule, c'est-à-dire passe entre les travées fibreuses et se répand dans la villosité, sans pour cela atteindre l'espace subdural. Arrivée là, l'injection se répand dans

le tissu maillé avec la même facilité qu'un liquide imprègne une éponge.

Les mailles situées entre les travées sont distendues, la villosité est en érection et apparaît colorée par le liquide injecté. Mais celui-ci ne reste pas longtemps dans la charpente de la villosité ; il pénètre bientôt à travers la couche superficielle de la villosité dans l'espace subdural, remplit et distend cet espace ainsi que la gaine durale. Il ne reste pas longtemps dans cette région ; il coule à travers la gaine durale elle-même dans le sinus veineux ou les lacunes, pour de là se mélanger avec le sang.

Sur le trajet du chemin que nous venons de décrire, il existe donc un passage qui permet au liquide d'aller des espaces subarachnoïdaux aux vaisseaux sanguins du reste du corps. Ceci a lieu déjà avec une pression très faible. On peut se rendre compte de ce passage, même à l'œil nu, après avoir soulevé avec précaution la voûte crânienne et ouvert le sinus ou les lacunes veineuses. On voit alors, après une injection pratiquée dans les espaces subarachnoïdaux, le liquide remplir d'abord la villosité, puis la mettre en érection. On voit ensuite une nappe de liquide surgir à sa surface et le liquide couler ensuite des villosités dans le courant sanguin. Le chemin qui doit suivre le liquide n'est constitué que par deux minces parois, dont l'une est constituée par la couche superficielle des villosités et l'autre la gaine durale. Mais comment le liquide traverse-t-il cette dernière? Nous n'avons pu réussir à trouver d'ouvertures, pores ou stomates, bien nettes. Nous trouvâmes cependant çà et là dans la couche superficielle des villosités, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, de petits trous en forme de fente dans la couche fibrillaire interne, oblitérées seulement par un endothélium dans lequel on voit souvent, après argentation, les « stomates » intercellulaires que nous connaissons déjà.

Dans la gaine durale, les couches de paquets fibrillaires ne sont pas intimement adhérents ; on trouve des étendues assez grandes ne contenant que peu de ces paquets, de sorte que dans la gaine durale il n'y a sur certaines parties que les couches endothéliales s'opposant au passage du liquide. Ce fait que des couches fines et minces ne s'opposent pas au passage des liquides est déjà connu ; on le constate dans plusieurs parties du corps : ex. le diaphragme, les capillaires en général, etc., etc. Chez ceux-ci, on n'a jamais pu trouver jusqu'à présent des ouvertures véritables et constantes. Il est

très vraisemblable, comme du reste on a cherché à le démontrer pour plusieurs autres organes, que les stomates de ces sortes de membranes proviennent d'une distension préalable de celles-ci produite justement par une injection. On explique ainsi facilement l'écoulement du liquide injecté, venant de l'intérieur des villosités arachnoïdales et passant à travers les couches endothéliales pour se rendre dans les veines. Une telle distension du tissu facilite le passage du liquide à travers les gaines durales et les couches superficielles des villosités, pourvues en cet endroit de paquets fibreux épais. Les fentes presque imperceptibles et distinctes cependant quant à leur nombre s'élargissent et laissent passer sans difficulté le liquide. Il est bon de mentionner ici que non seulement les solutions *vraies* passent de cette façon dans les sinus veineux après avoir traversé les espaces subarachnoïdaux, mais encore qu'il en est de même pour les liquides qui contiennent en suspension de petits corpuscules, comme les grains de vermillon, triturés dans l'eau. Les corpuscules ne sont pas arrêtés comme dans un filtre, mais passent dans le sinus. Nous ne vîmes jamais distinctement le liquide retourner des espaces subduraux des villosités dans le grand espace subdural du cerveau. Cela est probablement empêché par ce fait que les pédicules des villosités sont remplis et dilatés; ce que nous venons de dire s'applique aux injections subarachnoïdales des villosités simples.....

Dans l'injection subdurale des villosités, les faits observés sont bien plus simples. L'injection pratiquée dans l'espace subdural du cerveau ne pénètre jamais dans l'intérieur des villosités; mais coule autour des pédicules, passe directement dans les espaces subduraux des villosités, dans lesquels elle se répand, en dedans de leur gaine durale, distendant de plus en plus celle-ci. Comme dans l'injection subarachnoïdale, le liquide pénètre ensuite de la même façon et avec grande facilité à travers la gaine durale et s'écoule ainsi dans les vaisseaux sanguins veineux. Quand les villosités et en général le tissu arachnoïdal qui pénètre dans la dure-mère sont ramifiés, formant ainsi une enveloppe complète aux faisceaux fibreux de la dure-mère, l'injection s'écoule de plus le long et autour de ceux-ci et les enveloppe.

De même que dans les injections subarachnoïdales, le liquide injecté coule également, dans le cas d'injection subdurale, dans les vaisseaux sanguins veineux. Ceci arrive non seulement quand

il s'agit d'une seule injection, mais encore lorsqu'on en pratique deux à la fois. Dans ces doubles injections, dont les colorations doivent être différentes afin d'être distinguées plus aisément, les liquides suivent chacun leur cours différent jusqu'aux espaces subduraux des villosités. Là ils se rencontrent et se mélangent plus ou moins. Une fois mélangés, ils se rendent ensemble dans les espaces veineux.

Une fois arrivée dans les espaces veineux, sinus et lacunes, la masse injectée se répand généralement dans les petits vaisseaux de la dure-mère, comme du reste on peut s'en rendre compte à l'œil nu. C'est ainsi que nous trouvâmes la veine méningée moyenne et ses ramifications plus ou moins fortement remplies par l'injection, et cela sur une étendue assez grande. Nous obtînmes souvent une belle injection du réseau vasculaire dans les portions de dure-mère qui avoisinent le sinus longitudinal et les lacunes, surtout à la partie supérieure du sinus. S'irradiant de ce point, l'injection se répand souvent à travers les os crâniens jusque dans les veines du cuir chevelu, pour aller ensuite dans les veines du cou et jusques au cœur. Dans un examen plus minutieux des parties de la dure-mère ainsi injectées, nous les trouvâmes, surtout aux environs du sinus longitudinal, parcourues de veinules en grand nombre et remplies par l'injection, ces veinules courant souvent entre les faisceaux fibreux et dans les portions de dure-mère situées entre les villosités. Nous crûmes d'abord pouvoir trouver une relation directe entre ces petites veines et le tissu arachnoïdal des villosités, mais nous n'avons pu y arriver. Nous sommes d'avis maintenant que ces petits vaisseaux sont en général remplis par le liquide venant des sinus et des lacunes veineuses. Les canaux cylindriques, que nous avons constatés dans le tissu de la dure-mère, sont surtout remplis, sur une certaine étendue, par l'intermédiaire de ces vaisseaux. Comme ceci se produit à l'aide d'une pression très faible, on ne peut pas dire que l'injection de ces canaux soit due à une extravasation; c'est pourquoi il est probable qu'entre les canaux et les veines, il existe des rapports naturels.... »

Plus loin, les auteurs racontent les injections qu'ils ont faites sur des chiens, des moutons et des lapins; il s'agit d'injections subdurales : « ... Nous trouvâmes çà et là dans la dure-mère, en l'examinant de près, les vaisseaux sanguins remplis par le liquide injecté. Nous n'avons par contre jamais trouvé, dans le tissu de

la dure-mère, le chemin par lequel ces vaisseaux avaient pu être injectés depuis la face profonde de cette méninge. Les villosités de Pacchioni, dans les lacunes et dans le sinus longitudinal, étaient pleines; et l'on voyait même du liquide d'injection couler librement dans ces espaces. Les petits vaisseaux de la dure-mère qui étaient injectés se voyaient surtout dans le voisinage des espaces veineux dont il a été question et qui contiennent des villosités.

D'après nos recherches, il nous semble plus sûr d'admettre que l'injection des veines de la dure-mère n'est pas une véritable résorption opérée par sa face profonde et que le liquide résorbé se rend dans les vaisseaux sanguins par des chemins particuliers, et qu'il s'agit bien d'une véritable injection des vaisseaux par l'intermédiaire des villosités de Pacchioni.

Quel rôle peut-on maintenant attribuer aux villosités de Pacchioni, en le faisant découler de toutes ces recherches? Ne sont-elles que des formations pathologiques, ou bien peut-on conclure à une fonction physiologique? Quelle serait cette fonction? »

Les auteurs réfutent l'opinion pathologique, puis continuent en ces termes : « Comme nous avons prouvé par nos injections que des liquides injectés par l'espace subdural et par les espaces sous-arachnoïdiens passent, même sous l'influence d'une faible pression, à travers les villosités arachnoïdales, on est donc déjà bien près de reconnaître une fonction physiologique normale à ces villosités. Mais quelle peut bien être cette fonction? Il y a certainement une connexité entre les espaces séreux, c'est-à-dire le liquide cérébro-spinal et le système sanguin. On peut mettre en présence les deux opinions suivantes : ou bien, le liquide passe des espaces séreux dans les espaces veineux; ou bien, suivant une voie inverse, des espaces veineux dans les espaces séreux. On peut même supposer qu'il existe à un moment donné une interversion des deux courants qui variera avec les différences du coefficient d'endosmose des deux systèmes. Ces deux facteurs, pression du liquide céphalo-rachidien et endosmose des deux liquides en présence, doivent être les causes déterminantes qui occasionnent le passage du liquide d'un des deux systèmes dans l'autre. Nous allons pour cette raison les examiner chacun isolément. »

Les auteurs décrivent ensuite le procédé expérimental à l'aide duquel ils ont tenté d'obtenir la mesure de la tension veineuse dans le sinus longitudinal d'un chien. Ils concluent ainsi :

« 1° Il existe normalement une pression positive dans le sinus longitudinal, pression qui peut être de 10 à 14 mm. de mercure;

2° Il existe une variation de pression dans la respiration, à savoir que dans l'expiration on observe une élévation variant de 0,5 à 4 mm.;

3° On peut distinguer en même temps au manomètre un soulèvement très léger correspondant à la pulsation artérielle. »

La mesure de la tension du liquide céphalo-rachidien leur a permis de formuler les conclusions suivantes :

« 1° La pression positive du liquide cérébro-spinal n'est pas bien différente de celle du sang dans le sinus. En général, il semble pourtant qu'elle soit un peu supérieure, comme on pourrait le croire *a priori* en comparant les chiffres de la tension veineuse. Mais, il faut remarquer que pour obtenir une comparaison valable il est nécessaire de faire porter les deux expériences sur un même animal, ce qui n'est pas possible; c'est pourquoi nos résultats ne sont qu'approximatifs.

2° On trouve ensuite une variation dans la respiration; la pression est, en effet, un peu moindre dans l'inspiration que dans l'expiration. D'après toutes les probabilités, la pression dans les espaces sub-arachnoïdaux du cerveau est à peu près la même que dans les espaces spinaux à cause des communications faciles qui existent entre les deux espaces.

Tout en tenant compte de la valeur approximative des chiffres obtenus dans les deux séries d'expériences, il résulte que :

1° La pression est positive dans les deux systèmes;

2° Cette pression varie dans les deux phases de la respiration d'une quantité à peu près égale dans les deux systèmes;

3° Cette pression ne diffère que peu en général dans les deux espaces. Elle paraît être un peu moindre dans le sinus que dans le système cérébro-spiual. Il devrait donc en résulter que, dans l'état ordinaire des choses, les variétés de pression dans les deux systèmes déterminent une infiltration, si faible qu'elle soit. Allant du liquide cérébro-spinal au sinus à travers les villosités de Pacchioni, avec une augmentation de pression dans le liquide cérébro-spinal et une diminution de celle du système veineux, une telle infiltration doit devenir plus rapide et plus abondante. La forme en ballon, la dilatation et la nature générale des villosités semblent, en effet, être favorables à un écoulement du liquide cérébro-spinal dans les veines.

Nous avons ensuite à examiner le deuxième facteur, l'endosmose. Là, nous trouvons des conditions qui concordent très bien avec sa raison d'être. D'un côté, un liquide d'un poids spécifique élevé, le sang veineux épaissi; de l'autre, un liquide d'un poids spécifique faible, le liquide cérébro-spinal.

Quand on rassemble toutes ces données, il semble qu'on est en droit d'admettre qu'il existe pendant la vie et dans les conditions normales, un courant liquide venant des espaces sub-arachnoïdiens et de l'espace sub-dural, courant déterminé par l'infiltration et l'endosmose, et se rendant aux sinus veineux du cerveau après avoir traversé les villosités arachnoïdales. Avec une pression croissante du liquide cérébro-spinal, comme nous l'avons fait dans nos injections, l'infiltration de ce liquide doit être plus rapide et plus abondante.

L'importance et la signification physiologiques des villosités arachnoïdales nous semblent maintenant suffisamment établies. »

Avec toute la déférence que je dois à des savants comme Key et Retzius, je ne puis m'empêcher de dire que ces auteurs se sont trop pressés d'affirmer une aussi grande découverte; car il s'agit d'une très grande découverte qui vient profondément troubler tout ce que nous connaissons aujourd'hui en physiologie [1].

La rentrée directe dans le sang d'un liquide de sécrétion (le liquide cérébro-spinal, en admettant même qu'il soit simplement exhalé des vaisseaux, n'en est pas moins un produit de sécrétion, dont la réaction et la composition sont à peu près invariables) était un fait nouveau tellement considérable qu'il fallait s'entourer de toutes les preuves, renouveler des expériences qui ne leur avaient donné que des résultats très approximatifs, suivant leur propre déclaration, et attendre enfin la critique et le contrôle des hommes compétents avant d'en faire part comme d'une chose sur laquelle il n'y avait plus à revenir.

De plus, si une fonction d'une telle importance existe, pourquoi n'apparaîtrait-elle qu'à partir d'un certain âge? Pourquoi serait-elle très développée chez les uns et très réduite chez les autres, puisqu'elle est subordonnée au nombre des granulations, nombre très variable, comme on sait, d'individu à individu? Une fonction aussi

1. Je ne sais pourquoi Willenbergh a avancé que je partageais les idées des anatomistes suédois; j'ai cherché en vain ce qui avait pu autoriser, si peu que ce soit, cette assertion.

délicate ne peut ainsi varier, et dans de telles proportions, d'un sujet à un autre.

Faut-il faire remarquer que les auteurs ne sont pas éloignés d'admettre que le courant pourrait bien avoir lieu en sens inverse, c'est-à-dire des veines à l'espace sous-arachnoïdien? Pourquoi pas, après tout? Ce fait physiologique ne serait pas plus extraordinaire que le premier.

Au surplus, ce qui doit couper court à toute hésitation, c'est que la théorie n'a pu établir le point fondamental sur lequel elle s'appuie. Pour qu'une infiltration à travers des parois ait lieu, il faut des ouvertures pour donner passage au liquide; or, les auteurs eux-mêmes avouent ne jamais les avoir rencontrées, et ceux qui ont adopté leurs idées ont déclaré n'avoir pas été plus heureux. Key et Retzius ont bien senti que là était le défaut de la cuirasse; aussi, insistent-ils beaucoup sur les *petites fentes* recouvertes d'endothélium intérieurement et extérieurement, laissant entendre que c'est par ces fentes, déhiscentes à un moment donné, que filtrera le liquide.

Ils ont, il est vrai, la ressource de l'endosmose; mais ce phénomène n'est possible qu'autant que la granulation est à l'état de vésicule. Quand elle est pleine de tissu cellulaire condensé ou de concrétions crétacées, quand elle ne communique plus avec le liquide céphalo-rachidien, comment peut-on concevoir l'endosmose? Les granulations qui sont créées pour permettre ce phénomène deviendraient donc inaptes à remplir leur fonction au bout d'un certain temps.

Il me paraît plus simple de ne voir, dans le fait d'un liquide injecté au niveau de l'espace sous-arachnoïdien et passant à travers l'enveloppe de la granulation, qu'une rupture de cette enveloppe, cédant à la pression de l'injection; c'est ce qui ressort des expériences que tout le monde peut faire. Avec une injection sous pression modérée, on remplit les vésicules; avec une pression un peu plus élevée, on les fait éclater et on obtient la filtration en question.

Au sujet de cette injection, je dois dire que je ne suis pas arrivé aux mêmes résultats que Key et Retzius. Les granulations molles, c'est-à-dire à l'état vésiculaire, se remplissent, et très aisément, aussitôt que le liquide arrive dans leur voisinage. On voit même quelquefois surgir à côté d'elles d'autres vésicules qui n'étaient d'abord pas apparentes.

Mais les granulations dures ne s'injectent pas ou se colorent à peine. Si l'on se reporte à ce qui a été dit au sujet de la structure des granulations, structure qui varie avec leur âge, on aura l'explication de ce fait. La vésicule ne contient guère que du liquide et son pédicule est encore canalisé; d'où possibilité pour l'injection de passer de l'espace sous-arachnoïdien dans la cavité vésiculaire. Plus tard, la cavité devient pleine; le pédicule se remplit également, il n'y a plus de passage libre pour l'injection. A une époque intermédiaire, quand la communication n'est pas interrompue par la solidification du pédicule, une petite quantité du liquide injecté pourra s'insinuer et colorer la granulation.

Ainsi donc, si Key et Retzius ont réussi à injecter toutes les granulations qu'ils avaient sous les yeux, cela tient à ce qu'ils ont eu la rare chance de tomber sur des granulations jeunes ou à l'état adulte; ou bien ils ont pénétré avec effraction dans les granulations à travers les pédicules pleins. De même que si Labbé n'a réussi à n'en injecter aucune, cela tient à ce qu'il s'est adressé à des granulations vieilles, c'est-à-dire qui n'étaient plus dans les conditions voulues pour se laisser pénétrer.

Les injections que j'ai faites l'ont été avec de la glycérine colorée à l'indigo dissous dans l'acide sulfurique. Le réservoir contenant le liquide à injecter était placé à une hauteur variant de 1 m. 40 à 1 m. 60.

Je crois qu'il n'est pas besoin d'insister sur l'injection des veines du crâne, du cou et sur celle du cœur à la suite de la réplétion des lacunes et des sinus; elle aurait même pu aller plus loin. Je n'insiste pas davantage sur « les chemins particuliers » imaginés pour expliquer l'injection de certaines petites veines.

Les expériences d'injection de Key et de Retzius, à défaut d'autre mérite, auront eu au moins celui de démontrer la continuité de l'espace sous-arachnoïdien avec les cavités des granulations pendant les deux premières phases de développement de celles-ci. Mais, comme cela a été dit plus haut, il n'est point besoin de recourir à ce mode opératoire; en insufflant de l'air, à l'aide d'une piqûre faite au-dessous de l'arachnoïde viscérale, au voisinage des paquets granuleux, on gonfle facilement les vésicules et on fait réapparaître celles que l'on a aplaties au préalable.

Théorie de l'auteur. — Serai-je plus heureux que ceux qui m'ont

devancé dans la recherche des usages des granulations méningiennes? Je n'ai pas la prétention d'avoir arraché à la nature le secret qui enveloppe encore les fonctions de ces organes: mais je crois avoir pénétré une partie de ce secret; et, comme on va le voir, en m'appuyant sur des faits anatomiques que chacun peut vérifier.

Dans une précédente étude [1], j'ai déjà mentionné le rôle des corpuscules arachnoïdaux, qui seraient des ligaments ou plus exactement de véritables *rivets* fixant la pie-mère à la dure-mère.

Sans être contenu dans des mailles aussi complètes et aussi nombreuses que celles qui sont fournies à la moelle par la pie-mère, le tissu nerveux de l'encéphale n'en est pas moins renfermé dans de solides enclavements de la pie-mère. Pour n'avoir pas des vacuoles aussi multipliées que celles de la pie-mère spinale, la pie-mère encéphalique peut cependant être comparée à une éponge contenant dans ses grandes vacuoles la pulpe de l'encéphale. Si je démontre que, par ses parties les plus élevées, cette éponge est solidement attachée par les rivets en question à la dure-mère, laquelle adhère aux os de la voûte dans les régions où se voient ces attaches, j'aurai prouvé que la masse encéphalique possède des moyens de suspension et qu'elle n'est pas abandonnée à son propre poids, comme on l'a cru jusqu'à ce jour.

Mais comment agissent donc les corpuscules pour déterminer l'adhérence des deux membranes? Il n'y a qu'à se reporter à ce qui a été dit plus haut. On a vu qu'à un moment donné le tissu cellulaire sous-arachnoïdien se tasse, entraînant avec lui la pie-mère qu'il soude à la paroi profonde de l'arachnoïde; les deux membranes n'en font plus qu'une seule, et le pédicule de la granulation semble s'implanter sur la méninge interne. Lorsque la granulation s'insinue à travers les interstices fibreux de la dure-mère, elle remorque donc derrière elle la pie-mère et va la fixer à la dure-mère. Comment? Son extrémité arrondie, sa tête, après avoir traversé l'espace fibreux, se trouve en quelque sorte emprisonnée; son pédicule est comme étranglé par le collet fibreux; elle se renfle alors en massue, s'étale et finit par constituer un véritable rivet, que l'on ne peut faire repasser par l'orifice qui lui a donné passage qu'au prix d'un certain effort, lorsque la granulation est à

1. *De quelques particularités de la dure-mère*, in *Journal de l'anatomie*, septembre 1890.

l'état adulte; quand celle-ci est à l'état de vieillesse, c'est-à-dire dure et concrète, on ne peut même plus l'extirper; son pédicule se rompt et elle reste dans la dure-mère. Tel est le moyen par lequel la pie-mère se trouve être solidement fixée à la dure-mère, et l'on va voir que c'est dans les régions où celle-ci est adhérente aux os de la voûte et dans les parties supérieures du cerveau et du cervelet, que se rencontrent nos rivets. Mais, au préalable, quelques mots sur la pie-mère, afin de mieux faire comprendre comment il suffira de fixer certains points de cette éponge pour suspendre la pulpe nerveuse que ses alvéoles contiennent [1].

Indépendamment du feuillet qui recouvre toute la périphérie de la masse encéphalique, la pie-mère envoie dans les scissures et dans les sillons des prolongements composés de deux lames; tout cela représente déjà une surface considérable. De plus, partant de la face profonde de la membrane et du bord libre des cloisons, s'enfoncent dans la profondeur du tissu nerveux de nombreuses expansions fibreuses accompagnant les artérioles et les veinules. Ces vaisseaux, avec leur gaine celluleuse, constituent pour ainsi dire le chevelu de la pie-mère.

Dans le cerveau, non seulement celle-ci enveloppe complètement cet organe dont elle recouvre les trois faces et dont elle remplit les intervalles des circonvolutions; mais encore il faut remarquer qu'en revêtant le lobule de l'insula, elle pénètre profondément vers le centre de l'hémisphère.

Les cavités cérébrales sont aussi, comme on sait, revêtues par la pie-mère. Sous le trigone, celle-ci acquiert une épaisseur et une consistance notables (toile choroïdienne); elle se continue sur les côtés avec l'invagination pie-mérienne, qui contient les plexus choroïdes, reliant ainsi la pie-mère ventriculaire à la pie-mère de la base du cerveau; d'une autre part, la toile se fixe à l'épendyme des cavités latérales, ce qui fait que le centre de l'hémisphère est lui-même contenu dans une grande alvéole pie-mérienne.

Parmi les feuillets qui s'insinuent profondément dans les sillons, je mentionnerai celui qui s'enfonce dans le sinus du corps calleux et celui qui tapisse la scissure calcarine. Ce dernier, qui est très dense et se tend fortement sous le doigt, lorsque l'on énuclée la substance nerveuse, va s'attacher à la charpente fibreuse lamellaire

1. Une grande partie des détails qui vont suivre est empruntée au mémoire dont j'ai parlé plus haut.

qui se trouve au niveau du confluent sous-arachnoïdien postéro-supérieur.

Ceci dit, voyons quels sont les points où nous trouverons les granulations. Ce sera d'abord pour le cerveau, de chaque côté de la suture sagittale, en dehors du sinus longitudinal, le bord supérieur de l'hémisphère, c'est-à-dire la partie la plus élevée de cet hémisphère, partie tout indiquée pour y placer les moyens de suspension. Et c'est dans la portion moyenne de cette région, c'est-à-dire dans celle qui représente le sommet de l'arc, qu'on trouve le plus grand nombre de corpuscules et qu'ils sont le plus volumineux.

On en trouve ensuite, mais en moins grand nombre, un peu en dehors de la première rangée, à un ou deux centimètres de celle-ci, sur une ligne antéro-postérieure partant de la fosse frontale moyenne; c'est au niveau de cette fosse que les granulations de la seconde rangée sont en plus grande quantité et le plus volumineuses.

On en rencontre également un paquet qui est presque constant dans la fosse sphénoïdale situé dans une lacune veineuse, placée entre la grande veine anastomotique et la veine méningée antérieure.

Il existe aussi une petite agglomération au niveau de la fosse temporale, en rapport avec le trajet d'une des veines méningées postérieures dans sa portion horizontale. Son existence est rare; mais elle est quelquefois développée au point de traverser l'os à travers la veine et le sillon osseux qui la loge, déterminant là un orifice que l'on a pris pour le vestige d'un orifice normal sur l'embryon et que l'on a décrit sous le nom de *foramen spurium jugulare*[1].

Une autre agglomération très fréquente, on pourrait dire constante, et qui peut atteindre deux et même trois centimètres de longueur, est celle qui est située sur la face interne des hémisphères à l'union de leur tiers antérieur avec leurs deux tiers postérieurs environ.

Un autre groupement est signalé par quelques auteurs près du coude du sinus latéral, mais il appartient au cervelet; j'en parlerai dans un instant.

1. Voir *Les veines méningées moyennes*. In *Revue des sciences biologiques*, décembre 1890.

Enfin, il n'est pas rare de rencontrer des granulations en dehors des régions indiquées plus haut : quelquefois, la dure-mère en est en quelque sorte criblée, ainsi que le représente la figure 3. Elles sont assez fréquentes et plus ou moins groupées dans le voisinage des vaisseaux méningés antérieurs; mais dans cette dernière région, elles ne pénètrent guère la dure-mère et sont réduites à l'état de petits points blancs; ce sont des granulations avortées. On remarquera que ces dernières granulations sont situées dans la zone décollable de la dure-mère, tandis que les autres plongent dans les zones adhérentes. Si au niveau de la suture sagittale et un peu en dehors d'elle, l'adhérence de la dure-mère aux os n'est pas aussi intime qu'à la base, cette adhérence n'en existe pas moins au point d'offrir aux rivets un plan suffisamment solide.

Du côté du cervelet, il existe également des granulations. Rares, disséminées et assez petites sur le vermis supérieur, elles se condensent et forment des groupements au niveau de la grande circonférence; ils siègent entre la partie moyenne et le coude du sinus. Leur volume est quelquefois tel qu'après avoir envahi le sinus, elles pénètrent dans les veines de la face supérieure de la tente cérébelleuse.

J'appelle l'attention sur ces granulations que l'on peut considérer comme constantes à partir d'un certain âge. Si elles sont niées par beaucoup d'anatomistes, c'est qu'ils les cherchent ou les ont cherchées sur la marge du lobe occipito-temporal. Elles n'appartiennen pas, en effet, au cerveau, mais au cervelet; pour les voir il faut ouvrir le sinus latéral, et il est aisé de s'assurer qu'elles viennent de la marge du cervelet. Ce point mérite d'être retenu, car il vient largement à l'appui de la thèse que je soutiens. Et j'ajouterai que si les granulations constatées par quelques auteurs dans les sinus pétreux supérieurs existent, fait qu'il ne m'a pas été donné de rencontrer, elles doivent venir de la partie antérieure de la circonférence du cervelet.

La seule indication des régions où sont placés les corpuscules me semble suffire pour indiquer un de leurs usages, qui est d'attacher les parties les plus élevées du cerveau et du cervelet à la dure-mère, dans les points où celle-ci est solidement adhérente aux os.

Il est facile de se rendre compte de ce mécanisme.

Sur une préparation mettant à nu la convexité de la dure-mère crânienne et ne laissant qu'une arche osseuse de deux centimètres

de large, correspondant à la suture sagittale, si l'on incise la dure-mère en dehors et à une certaine distance des bords de l'arche, la masse cérébrale bouge à peine. Vient-on à sectionner les veines, il y a un commencement de réclinaison de l'hémisphère; mais le mouvement est bien plus prononcé aussitôt qu'on a coupé ou arraché les granulations. Si, au préalable, on a détruit les adhérences de la face interne de l'hémisphère, adhérences dont je vais parler, l'expérience est encore plus probante.

La face interne de chaque hémisphère est, en effet, elle aussi, attachée à la dure-mère. On peut considérer comme constante une ouverture qui se trouve dans la faux du cerveau, à l'union de son tiers antérieur avec ses deux tiers postérieurs; elle manque si rarement qu'on peut la considérer comme telle. Cette fenêtre est grillagée, c'est-à-dire coupée par des filaments qui s'entrecroisent dans tous les sens. Plus ou moins arrondie, plutôt ovalaire, elle n'a jamais moins de un centimètre de diamètre; elle est souvent plus considérable et a jusqu'à deux et même trois centimètres de diamètre. Il en existe fréquemment plusieurs; elles sont alors plus petites.

C'est par cette fenêtre ou par ces fenêtres, réduites quelquefois à de simples éraillures, que la pie-mère —surtout la lame qui pénètre dans le sillon calloso-marginal — adhère à la faux du cerveau. L'adhérence se fait par le même mécanisme que celui déjà décrit, c'est-à-dire que ce sont les granulations sous-arachnoïdales qui s'enfoncent dans les mailles du grillage de la fenêtre, remplissant là, comme ailleurs, l'office de rivets. Lorsque les mailles sont grandes, les rivets vont de la pie-mère d'un côté à celle de l'autre côté, soudant les deux feuillets l'un à l'autre. Ceux-ci ainsi soudés, reposent à cheval sur une travée fibreuse, soutenant par conséquent la circonvolution correspondante et, par extension, celles qui sont voisines. L'adhérence des deux feuillets est si grande dans certains cas, qu'on ne peut les séparer qu'en entamant la substance nerveuse; ce sont peut-être ces cas qui ont fait croire à la fusion des circonvolutions d'un côté à l'autre. Indépendamment de ces attaches par une large surface, il y en a très souvent d'autres plus petites, qui se montrent par points isolés, et qui se produisent également par le même mécanisme, c'est-à-dire par les granulations.

Les rivets des fosses temporales et sphénoïdales, bien qu'acces-

soires, n'en contribuent pas moins à la fixité de la masse cérébrale.

Le cervelet se trouve être, lui aussi, suspendu de la même manière que le cerveau. Les granulations que j'ai signalées comme existant le long du vermis supérieur et sur la partie postérieure de la circonférence du cervelet, s'engagent les unes dans la paroi inférieure du sinus droit, les autres dans le feutrage fibreux qui constitue la paroi inférieure du sinus latéral et pénètrent dans ce sinus.

Pour le cervelet, comme pour le cerveau, il est facile de s'assurer qu'il s'agit bien de véritables organes de suspension. En arrachant de leurs loges fibreuses les granulations, on voit immédiatement le cervelet s'affaisser.

Il y a d'autres moyens de fixité et de suspension du cerveau et du cervelet. Il y a d'abord pour le cerveau les veines tributaires du sinus longitudinal supérieur, et pour le cervelet les veines qui vont de sa face supérieure soit au sinus droit, soit au sinus latéral.

De plus, comme je l'ai démontré précédemment [1], des prolongements fibreux partant du bord libre de la faux du cerveau, vont s'attacher au repli pie-mérien qui s'insinue dans le sinus du corps calleux. Le repli de la scissure calcarine, joint aux feuillets du confluent sous-arachnoïdien postéro-supérieur, forme avec ceux-ci un angle dièdre ouvert en dehors dans lequel s'insinue le bord libre de la tente du cervelet, soulevant ainsi le plan supérieur de cet angle dièdre. Enfin, un gros paquet de pie-mère, tapissé d'arachnoïde et contenant de la sérosité, s'attache à la rencontre du bord libre de la grande faux et de la petite circonférence de la tente, au-dessous de l'embouchure des veines de Galien. C'est, en vérité, une grosse granulation d'une forme particulière en raison de la différence des tissus et des plans de suspension.

Pour citer tous les moyens d'attache, je mentionnerai quelques filaments fibreux étendus de la dure-mère à la pie-mère au niveau de la partie moyenne de la face convexe des hémisphères cérébraux. Ils sont rares; quelquefois on en rencontre cinq à six; le plus souvent un ou deux seulement. Ils font souvent défaut complètement.

Ils sont constants et souvent en nombre considérable sur la face supérieure du cervelet. Ces filaments sont les analogues de ceux

1. De la faux du cerveau considérée comme ligament suspenseur. *Loc. cit.*

que l'on rencontre entre la dure-mère et la pie-mère rachidiennes.

Tous ces moyens de suspension sont certainement à mettre en ligne de compte ; mais, j'estime que ce sont les granulations qui interviennent pour la plus grande part dans la fixité et la suspension de l'encéphale. Jusqu'à ce jour, on a admis, ou on semble avoir admis, que l'encéphale, bien que volumineux et d'une contexture très délicate, était abandonné à son propre poids dans sa boîte ostéo-fibreuse. Ce fait d'un organe important entre tous et cependant bien moins traité que d'autres organes secondaires, ne constitue-t-il pas une exception bizarre ? N'y a-t-il pas là un motif à rechercher si cette exception existe réellement? Je crois avoir montré que la loi générale n'est pas violée du côté de l'encéphale.

Dans l'anatomie comparée, je trouve un argument en faveur de ma théorie. Chez l'homme, où se trouvent les rivets? Sur les points les plus élevés des organes à suspendre. Chez les animaux, comme chez le cheval, quelle est la partie la plus élevée, la partie à suspendre, du cerveau : c'est l'extrémité postérieure — supérieure chez eux — du lobe temporo-occipital. C'est là que l'on trouve surtout les paquets granuleux [1]; les granulations sont rares et clairsemées ailleurs.

Mais il est une objection, faite déjà aux autres théories, qu'on ne peut manquer d'opposer à la mienne. Comment se fait-il que chez l'enfant, au-dessous d'un certain âge, au-dessous de dix ans généralement, il n'y ait pas ou il n'y ait que très peu de granulations? L'encéphale n'a donc pas besoin d'être suspendu à cet âge? Justement, à cette époque les centres nerveux du crâne n'ont pas besoin d'être suspendus, ou plutôt ils n'ont pas encore besoin d'être suspendus comme ils le seront plus tard. Pourquoi? Parce qu'à ce moment, ils baignent dans une quantité de liquide céphalo-rachidien relativement plus considérable qu'à l'âge adulte ou dans la vieillesse. C'est à ce moment que ce liquide joue, par rapport aux centres nerveux, le rôle du liquide amniotique par rapport au fœtus; c'est à ce moment qu'il peut, avec Foltz, être considéré réellement comme un liquide *suspenseur*.

Au fur et à mesure que les cavités ventriculaires diminuent, — proportionnellement cela va de soi, — que les espaces sous-arach-

1. On a vu que chez l'homme il n'en existe pas à ce niveau, le lobe occipital n'ayant pas besoin d'être suspendu.

noïdiens diminuent aussi avec la cavité rachidienne, que les arcs postérieurs des vertèbres lombaires se soudent aux corps vertébraux, limitant ainsi l'expansion de l'ampoule sous-arachnoïdienne lombaire [1], on voit les granulations apparaître pour fonctionner quand le rôle suspensif du liquide cérébro-spinal sera terminé.

Je ne sais si je m'abuse; mais il me semble qu'il est rationnel de voir dans le balancement de deux appareils dont l'un disparaît au fur et à mesure que l'autre apparaît, l'explication cherchée et la solution du problème.

J'ajouterai que ce qui se passe chez le vieillard vient encore à l'appui de ma thèse. Chez celui-ci, nous retrouvons les mêmes conditions anatomiques que chez le jeune enfant. La dure-mère redevient adhérente aux os de la voûte; et le liquide céphalo-rachidien afflue au crâne pour prendre la place de la masse nerveuse qui s'est atrophiée. Aussi n'y a-t-il plus formation de nouvelles granulations et elles n'augmentent plus de volume; elles deviennent plus denses, mais restent stationnaires. Les érosions des os plus prononcées et plus nombreuses à cet âge ne sont pas dues aux granulations, mais à la pression du sang veineux, qui tend à se frayer du côté de la voûte une voie de plus en plus large. Je ferai remarquer à ce sujet que lorsque les érosions des os vont jusqu'à la perforation, on n'y rencontre pas de granulations, ou s'il en existe quelques-unes, leur nombre n'est nullement en rapport avec la cavité veineuse. Dans ces cas qui ressortissent plutôt de la pathologie, il n'y a rien de surprenant à ce que quelques granulations participant à l'état pathologique aient dépassé leurs dimensions ordinaires et aient abandonné leur siège normal.

Quoi qu'il en soit de l'explication, on ne peut nier que les corpuscules ont un usage bien déterminé : celui de contribuer à la fixité et à la suspension de l'encéphale. C'est là un point sur lequel j'insiste et qui me paraît définitivement bien établi.

Autres usages. — Les granulations auraient, à mon avis, d'autres usages. J'ai dit plus haut que les lacunes veineuses et les granulations devaient être considérées comme les deux éléments d'un même appareil. Voyons d'abord quels sont les usages des lacunes

1. Cette ampoule continuera à jouir d'une certaine extensibilité aux dépens des veines et la graisse semi-fluide du rachis; mais par rapport à la dilatabilité du premier âge, elle sera limitée, en réalité.

veineuses; il nous sera peut-être possible ensuite de faire la part du rôle joué par les granulations.

Les lacunes veineuses sont nées du besoin d'assurer la circulation cérébrale. La circulation veineuse intra-cérébrale est assurée par le sinus longitudinal inférieur, dont la cavité à parois extensibles peut recevoir une notable quantité de sang, laquelle peut refluer jusqu'au sinus supérieur par les anastomoses que j'ai signalées dans l'épaisseur de la faux du cerveau et qui peuvent acquérir un développement proportionnel aux nécessités de la circulation.

Quant à la circulation extra-cérébrale, elle est assurée par les lacs sanguins. Aussitôt que surgit un obstacle quelconque au courant veineux, ils se remplissent, se distendent et, si besoin est, se vident soit par la grande veine anastomotique, soit par les veines méningées, soit enfin par le réseau des canaux du diploë.

Tant que la circulation n'est interrompue que momentanément, les réservoirs en recevant le trop-plein ne laissent pas au reflux le temps de produire des dégâts. Si elle s'interrompt plus longtemps, alors les canaux de dégagement s'ouvrent et donnent passage au sang. Ils pourront même suffire à suppléer, au moins en partie, le courant qui aboutit aux trous jugulaires. Le courant doit être souvent interrompu ou diminué en ce point, si l'on en juge par la surélévation du plafond du globe (surélévation qui se traduit par une véritable coupole surmontant l'abouchement du sinus latéral). Dans ce cas, la veine anastomotique et les veines méningées pourront parfaitement déterminer vers d'autres points de la base du crâne la dérivation d'une partie du courant veineux : ces points seront le trou petit-rond (veine méningée postérieure), trou ovale (veine du trou ovale), sinus caverneux (sinus pétro-occipital inférieur et veine ophtalmique); c'est-à-dire que c'est l'étage moyen de la base du crâne qui offrira les débouchés nécessaires. En ajoutant le réseau diploïque qui communique d'une part soit avec les lacs sanguins, soit avec les veines méningées moyennes, et d'une autre part, par de multiples orifices, avec les veines extra-crâniennes et faciales, on voit qu'une large, très large dérivation du courant normal peut avoir lieu, quand les circonstances l'exigent [1].

1. Ch. Labbé a fait remarquer avec raison que les lacunes veineuses de la région moyenne qui correspondent aux origines des veines méningées sont presque toujours plus considérables à gauche qu'à droite. Le fait est vrai; mais l'explication qu'il en donne n'est pas acceptable, quoiqu'elle ait déjà été acceptée. A droite, dit-il, la circulation veineuse est plus facile en raison de la continuité directe du sinus latéral

Tel est évidemment l'usage des lacunes veineuses; cet usage ne me paraît guère contestable. La disposition, la situation de ces cavités avec leurs tenants et leurs aboutissants me semblent indiquer et même préciser leur rôle, sans qu'il soit besoin d'insister.

Dans ce fonctionnement, quelle part est dévolue aux granulations? Les lacunes veineuses ne contiennent pas de sang continuellement; elles n'en reçoivent que lorsque la pression augmente dans les sinus et dans les veines cérébrales; quand le sang a repris sa pression ordinaire, elles sont vides, c'est, du moins, très probable, car le sang ne stagne nulle part dans l'économie. Mais le vide ne saurait exister; la cavité va s'effacer, les deux parois vont se rapprocher. Or la paroi supérieure adhérente à l'os ne peut se mouvoir; c'est donc l'inférieure qui avec son coussinet granuleux ira à la rencontre de la supérieure; comment se produira ce soulèvement? D'abord le liquide céphalo-rachidien qui afflue à ce moment soulèvera le plancher tout entier si le tissu cellulaire est encore perméable, soit quelques points de ce plancher, soit enfin sa périphérie seulement lorsque le tissu sous-arachnoïdien ne se laissera plus pénétrer. Ensuite, ce même liquide remplira les vésicules, les gonflera, ou simplement les infiltrera lorsque les vésicules passent à l'état adulte.

Vienne au contraire une augmentation de pression. Le liquide sous-arachnoïdien fuit aussitôt; le plancher de la lacune s'affaisse; les granulations se vident, la cavité devient béante et reçoit le sang qui cherche des issues.

Je dois dire de suite, pour aller au-devant de l'objection qui se présente immédiatement, que cette explication, exacte très probablement pour les granulations perméables, c'est-à-dire à l'état jeune et à l'état adulte, ne convient pas aux granulations vieilles qui sont imperméables sur le cadavre. Pour cette phase de leur existence, il faut évidemment invoquer une autre explication. Ne peut-on avancer, par exemple, qu'à cette période les lacunes veineuses ne sont plus

avec le sinus longitudinal, en raison de la plus grande largeur du premier de ces sinus, et enfin en raison du trajet direct de la veine jugulaire du trou jugulaire à la veine cave supérieure. Toutes ces raisons seraient excellentes s'il y avait deux sinus longitudinaux supérieurs. Il est évident que, dans ce cas, le droit se viderait plus facilement que le gauche; mais il n'y en a qu'un, et je ne vois pas trop comment l'action qui sollicite le sang à circuler plus aisément à partir de l'origine du sinus latéral droit pourra bien se faire sentir seulement sur la moitié droite de la tranche liquide du sinus longitudinal.

des réservoirs ne fonctionnant que par intervalles, comme aux périodes précédentes; qu'elles ont acquis un tel volume qu'elles sont traversées par un courant sanguin ininterrompu, courant qui se déverse facilement dans le réseau diploïque lequel a acquis et acquiert chaque jour un développement de plus en plus grand? (Les granulations bourgeonnant à travers le plafond des lacunes ont, érodant les os, ouvert cette canalisation osseuse sur de nombreux points.) En raison d'une circulation devenue pour ainsi dire normale, il n'y a plus la raison qui existait avant, d'avoir à obturer la cavité lacunaire; le plancher de celle-ci est devenu immobile. Je n'insiste pas plus qu'il le faut sur cette explication; elle ne me paraît pas irrationnelle; mais elle n'a pas la base d'observation sur laquelle s'appuie la première.

A titre de détail, et sans y attacher plus d'importance qu'il n'en mérite, je dirai que la présence des granulations dans les lacunes doit contribuer à rendre plus facile l'accès du sang dans ces cavités. N'est-il pas probable, en effet, que les irrégularités, les bosselures du plancher favorisent l'entrée du sang dans le réservoir, en donnant prise aux molécules liquides? Deux parois lisses, rapprochées l'une de l'autre, eussent exigé une forte pression pour être séparées.

Il faut remarquer, en outre, que toutes les fois qu'il existe un orifice dans le plafond d'une cavité lacunaire, cet orifice est occupé par un bourgeon granuleux qui fait hernie au dehors. Lorsqu'au fond de la cavité osseuse qui reçoit le paquet granuleux existe un orifice diploïque, le bourgeon correspond exactement à cet orifice. On peut alors supposer que lorsque la cavité lacunaire se remplit, le plancher en s'affaissant entraîne le bouchon et la canalisation du diploë se trouve ouverte, prête à recevoir le trop-plein. Le réservoir est-il vidé, le plancher s'élève repoussant ledit bouchon qui va alors fermer le canal osseux, dont le contenu ne peut refluer dans la lacune. Le bourgeon est, en un mot, une soupape qui ouvre ou ferme la canalisation osseuse, suivant les besoins du moment.

Cette hypothèse n'est plus admissible lorsque les corpuscules devenus solides ne peuvent subir des alternatives de dilatation et de resserrement. Mais, à ce moment, les cavités osseuses sont considérables; le sang y circule facilement et, comme je l'ai dit, d'une façon continue entre leurs parois et les granulations. Celles-ci ne jouent plus que le rôle de rivets; elles semblent être venues chercher dans la paroi osseuse des points d'attache, que la dure-

mère ne suffit plus à leur fournir. Ce qui indique bien qu'à cette période elles ne sont plus que des rivets, c'est que les trous osseux qui reçoivent les bourgeons sont évidés dans leur partie profonde, c'est-à-dire que le diamètre de leur orifice extérieur (celui qui est situé sur la table interne de l'os) est plus petit que celui de leur cavité. Le champignon granuleux restera donc emprisonné dans cette cavité.

J'ajouterai enfin que le plancher des lacunes, qui est à vrai dire rembourré par les granulations, protège la substance cérébrale contre les effets d'une tension veineuse, très probablement considérable, car c'est à elle certainement qu'il faut attribuer la plus grande part dans l'érosion des os du crâne.

Je ne saurais dire, par exemple, à quoi peuvent bien servir les granulations qui envahissent la cavité des sinus et même parfois celle des veines; quoiqu'il ne s'agisse là que d'un effet secondaire, d'une sorte de bourgeonnement des granulations hors de leurs cavités de réception, cela doit avoir un but. Ces bourgeons sont-ils des obstacles, des valvules détournant le sang de son cours normal, ou plutôt l'empêchant de s'engager dans une voie rendue moins praticable pour l'aider à prendre la voie nouvelle de dégagement? Ne s'agit-il que de granulations aberrantes, exubérantes de vitalité, se portant un peu à tort et à travers, et dépassant le but, ayant envahi les cavités veineuses comme elles vont jusqu'à prendre part aux perforations du crâne? Je ne puis me prononcer sur ce point.

Voilà bien des usages, dira-t-on, pour de petits organes qui n'avaient pas jusqu'à ce jour beaucoup fait parler d'eux! Il n'y a là rien d'extraordinaire. Ne voit-on pas, par exemple, tel ligament concourir à former l'enceinte d'une articulation, protéger la synoviale et la cavité articulaire, limiter certains mouvements, donner insertion à des muscles? Est-ce que le péritoine, indépendamment de son rôle de séreuse, ne fait pas partie intégrante, comme couche particulière, de nombreux organes, ne sert pas de ligaments à quelques-uns, et ne constitue pas pour d'autres des ponts leur conduisant leurs vaisseaux et leurs nerfs? Si l'on veut bien considérer que les granulations partent du tissu cellulaire sous-arachnoïdien pour aboutir le plus souvent aux os, après avoir traversé la cavité arachnoïdale, la dure-mère et les lacs sanguins, on verra qu'il n'est pas illogique d'attribuer un rôle différent

à la granulation suivant son état de développement et suivant la région où elle se trouve.

Qu'y a-t-il d'extraordinaire à ce que les centres nerveux crâniens soient aussi bien maintenus et aussi bien suspendus que les centres rachidiens? Pourquoi, d'autre part, lorsqu'il s'agit d'assurer aussi minutieusement que possible la circulation d'un organe important entre tous et extrêmement délicat, n'y aurait-il pas des appareils spéciaux adaptés à des besoins spéciaux? Est-ce parce que les moyens employés pour la formation de ces appareils sont des plus simples, que l'on doit se refuser à en reconnaître la valeur? Il y aurait plutôt lieu, ce me semble, d'admirer comment, à l'aide d'un peu de tissu cellulaire, la nature parvient à obvier aux dangers qui proviennent de la transformation de certains milieux et de certains tissus. N'est-il point satisfaisant pour l'esprit d'assister pas à pas au développement d'appareils dont la fonction est devenue nécessaire? Je ne dirai pas, comme cela a été dit, que « la fonction forme l'organe », car je ne suis pas encore arrivé à comprendre une fonction sans organe; mais je dirai que, *le besoin* d'une fonction forme l'organe nécessaire à cette fonction. Or, dans la circonstance présente, je crois être arrivé à établir ce point; j'ai montré le pourquoi de l'évolution des granulations et des lacunes à un moment donné; j'ai montré que ces organes ne se développaient pas au hasard, sans but déterminé et se présentaient avec des caractères très distincts; j'ai montré par suite qu'il n'y avait pas lieu de s'étonner de leur apparition après la naissance; j'ai donné les raisons de cette apparition tardive qui n'est pas plus antiphysiologique que la disparition du thymus, par exemple.

Je ne sais si je suis dans le vrai chemin; la parole est aux physiologistes et aux pathologistes.

Wellenbergh a indiqué la voie : « L'homme qui a été toute sa vie d'une nature colérique et emportée, et dont le cerveau s'est ainsi accommodé aux congestions répétées, résistera bien mieux à de nouveaux accès que l'individu flegmatique et calme qui, saisi d'indignation à l'occasion d'un événement quelconque, perd incidemment l'empire sur lui-même.

L'homme habitué aux émotions variées reste plus insensible à l'annonce d'une triste nouvelle, endure mieux les moments anxieux, traverse plus facilement les circonstances critiques, que

celui dont la vie fut toujours à l'abri de toute secousse morale importante. Chez les premiers, la présence d'esprit est constante; chez les seconds, on observe les phénomènes de compression, de choc, etc. Chez ceux-là, il y a formation lente et continue de nouvelles granulations de Pacchioni, tandis que chez ceux-ci il y a absence complète de ces derniers, et partant apparition des symptômes cérébraux... Les granulations de Pacchioni se forment en plus grand nombre chez les uns que chez les autres, selon le besoin de chacun; c'est pourquoi elles sont très abondantes chez les épileptiques, les ivrognes de profession, chez les individus actifs, sanguins, irritables et chez les hommes en général dont la vie a été fréquemment troublée par des commotions psychiques et physiques; tandis que ces corpuscules sont peu nombreux et petits, ou font entièrement défaut chez les sujets anémiques, flegmatiques, indolents, débiles et dystrophiques, tels que les idiots, les imbéciles, les déments, pourvu que ces états morbides se soient déclarés prématurément.

L'homme atteint de manie chronique et agitée, se trouve sous ce rapport dans des conditions inverses de celui qui présente les symptômes de la mélancolie avec stupeur. Chez les premiers on découvre tous les stades de la congestion avec des exsudats et de nombreuses granulations bien développées; chez le second, les tissus du cerveau sont secs, pâles et friables; on n'y constate que des granulations rares et atrophiées... »

Charles et Joseph Wenzel avaient déjà dit :

« Nec silentio prætereundum esse opinamur prædici posse, si morbi præcesserint, qui copiosis in capite sanguinis congestionibus conjuncti sunt, ubi proinde et lymphæ secretio copiosior est. *Contigit hoc in melancholicis, hypocondriacis, maniacis atque epilepticis, nec non iis quibus aqua in cerebro est, aut qui alio quodam diuturno capitis morbo affligantur.* »

Duplay [1], en 1870, a émis l'idée que les lacunes veineuses de la dure-mère pouvaient bien intervenir dans la production des tumeurs veineuses du crâne : « La disposition anatomique suivante, découverte par Trolard, pourrait nous donner la solution de la difficulté. Cet auteur a, en effet, décrit sur les parties laté-

1. *Traité élémentaire de pathologie externe* de Fallin et Pierre Duplay, 1870.

rales du sinus longitudinal supérieur, des espaces correspondant aux cavités qui logent les glandes de Pacchioni, limités d'une part par ces glandes et d'autre part par la surface osseuse, espaces qu'il désigne sous le nom de *lacs sanguins*, et qui, baignés par le sang veineux, communiquent avec les veines cérébrales et méningées, avec les canaux veineux et avec le sinus longitudinal supérieur.

Dès lors, rien de plus facile que de comprendre le développement spontané des tumeurs veineuses en question. L'os atrophié, précisément au niveau de ces espaces, se perfore spontanément ou sous l'influence d'un léger traumatisme, le sang s'échappe au-dessous du périoste et vient former une tumeur à la voûte du crâne. Le périoste même peut être déchiré ou disparaître par atrophie, et le sang s'épancher dans le tissu sous-aponévrotique.

Telle est la manière dont on doit comprendre, selon nous, le mode de formation spontanée des tumeurs de la voûte du crâne en communication avec la circulation veineuse intra-crânienne. L'explication qui précède exige cependant un double contrôle, celui de l'anatomie normale et pathologique. »

Gayraud, dans l'article Crane (pathologie chirurgicale) du Dictionnaire de Dechambre, se déclare partisan de la théorie de Duplay.

Sappey semble considérer la chose comme démontrée : « Les saillies veineuses tendent sans cesse à se développer; elles sont le point de départ des tumeurs fongueuses de la dure-mère dont l'accroissement est indéfini; on connaît les proportions énormes que ces tumeurs peuvent atteindre chez quelques malades. »

Ch. Labbé a tenté de réunir quelques observations d'altérations pathologiques développées aux dépens des granulations méningiennes; mais elles sont loin d'être concluantes.

En somme, on n'est pas plus avancé aujourd'hui qu'on ne l'était en 1812 avec les frères Wenzel; mais maintenant que la structure et le développement des lacunes veineuses et des granulations sont connus, et que la confirmation du fait anatomique réclamé par P. Duplay est chose faite, il n'est pas douteux que l'on n'arrive bientôt à un accord sur les usages de ces organes.

Historique [1]. — Pacchioni n'est pas l'auteur de la découverte des granulations qui portent son nom. Willis est le premier qui ait vu et décrit ces granulations et les ait regardées comme des glandes; après lui, d'autres anatomistes, Duncan (1649), Hévogt (1690) et Mylus Guillaume (1698) en ont parlé, bien avant Pacchioni dont les lettres et les mémoires n'ont paru qu'en 1721.

Pacchioni a eu le mérite de décrire les granulations avec le plus grand soin; et ce qui a très probablement attaché son nom à ces corpuscules, c'est qu'il leur assigna une fonction. Pour lui, ce sont des glandes munies de leur conduit excréteur et secrétant « une humeur lymphatique qui coule entre l'une et l'autre membrane du cerveau, pour les humecter sans cesse, pour le maintien de son continuel mouvement, de la même manière que la lymphe de la membrane qui enveloppe le cœur lui sert à un usage semblable ».

Méry, Herster, Santorini, Ruysch, Bartholin et Vésale partagent l'opinion de Pacchioni sur les fonctions des glandes de la dure-mère et placent ces glandes exclusivement dans cette dernière membrane. Fantoni seul à cette époque refuse de leur reconnaître les caractères des glandes.

Haller, en 1766, admet deux sièges différents pour les corpuscules; les uns appartiennent à la dure-mère; les autres, à la pie-mère. Il émet des doutes sur leurs fonctions sécrétoires.

A partir de Ch. et de J. Wenzel (1812) leur rôle glandulaire est à peu près abandonné. Ces anatomistes signalent leurs rapports intimes avec les veines cérébrales, et les considèrent comme formées « par une lymphe exhalée des vaisseaux de la pie-mère ». Après eux, Burdach (1819) en fait des formations anormales, très fréquentes toutefois; opinion reprise plus tard en 1843 par Krause.

Vient ensuite la période pathologique. Calmeis et Audral (1826), Valentin (1841), Rokitansky (1844), Jodd (1847), Kölliker (1850), Virchow (1854), Hyrtl (1863) en font des produits pathologiques. En 1862, avec Luschka, commence la période actuelle. Les granulations méningiennes sont classées parmi les organes normaux et leur siège est de mieux en mieux précisé. Déjà, en 1845, Cruveilhier avait indiqué leur origine sub-arachnoïdienne. Luschka les fait naître tantôt du feuillet pariétal, tantôt du feuillet viscéral de l'arachnoïde;

1. Cet historique est très succinct. On en trouvera un très détaillé dans la thèse de Faivre et dans l'ouvrage d'Axel Key et Retzius (*Studien in der anatomie des Nervensystem*, Stockholm, 1875).

il leur donne le nom de prolongements villeux de l'arachnoïde ou de villosités arachnoïdales. Il pense qu'ils ont pour but de soutenir les veines qui vont du bord supérieur du cerveau au sinus. Forster et Bruns (1854) adoptent cette opinion. C'est enfin Faivre qui, en 1853, précise leur siège réel dans le tissu cellulaire sous-arachnoïdien, et donne l'explication de leur mode de formation, explication que s'approprient Louis Meyer en 1860 et Axel Key et Retzius en 1875 [1], et qui paraît être adoptée aujourd'hui par la majorité des anatomistes.

Alger, février 1891.

1. Ces anatomistes, bien que leur historique comporte de nombreuses pages de texte *in-folio*, n'ont même pas mentionné le nom de Faivre. Il ne s'agit très probablement que d'un oubli involontaire.

REVUE GÉNÉRALE

LES DÉCOUVERTES RÉCENTES

RELATIVES AU

DÉVELOPPEMENT DU TISSU CONJONCTIF

Par ÉD. RETTERER,

Docteur ès sciences, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

L'histoire du tissu conjonctif est une des plus curieuses et des plus obscures de l'organisme. A chaque pas, les faits nouveaux ajoutés aux anciens semblent embrouiller les notions acquises, au lieu de les éclaircir.

Boerhaave appela *celluleuse* la trame qui renferme dans ses aréoles les particules graisseuses. Bientôt on s'aperçut que le tissu mou et spongieux qui entoure et unit les organes peut donner entrée à l'air et produire l'emphysème.

« Ce que l'on voit arriver au sujet de l'air, dit Thierry [1], peut avoir lieu quand la sérosité s'épanche dans le *tissu cellulaire*; de là l'anasarque, etc. »

« Cette toile, continue Thierry, qu'a tramée la nature, couvre toutes les chairs et les nerfs, suit toutes les ramifications des artères, de sorte qu'il n'y a pas une seule petite fibre dans le corps à laquelle elle ne fournisse une enveloppe. »

Peu à peu les anatomistes cherchèrent à connaître la conformation intérieure et la nature de ce tissu.

Rappelons qu'en 1749 déjà Ferrein le considéra comme une sorte de gelée répandue entre les tubes urinaires du rein.

1. *Extrait d'une thèse soutenue* le 15 décembre 1757 (*Journal de médecine, chirurgie, pharmacie*, t. VIII, p. 174).

Bordeu (1767), puis Bichat, une trentaine d'années plus tard, insistèrent sur l'amas gélatineux qu'on trouve dans le corps des embryons et des fœtus; ils virent chez l'adulte, à la place de cette gelée, des couches et des lames collées les unes aux autres et déterminant la production d'espaces ou *cellules*. Par l'insufflation de l'air, ils développèrent ces *cellules* en une série de petites vessies ou vésicules s'abouchant les unes dans les autres. De là la dénomination d'*organe* ou *tissu cellulaire*, conservée dans la plupart de nos traités d'anatomie descriptive.

Pour Haller, les cavités ou cellules étaient distinctes et circonscrites par des lamelles ou fibres entrecroisées; de là le nom de *tela laminosa* ou *tissu lamineux* adopté plus tard par Ch. Robin.

On discuta près d'un siècle pour savoir si les lames et les cellules (interstices) sont réelles ou le résultat des opérations faites pour les démontrer. Bien que ce tissu sépare les organes autant qu'il les unit, J. Muller lui a imposé, vers 1841, le nom de tissu *conjonctif*, tissu *connectif* des Anglais. Cette dénomination traduit bien son rôle de remplissage.

Appliquant le microscope à l'étude du tissu conjonctif, on s'aperçut qu'il est composé des mêmes filaments que A. de Leeuwenhoeck avait vus dans les tendons. On étendit ces recherches et on découvrit les mêmes *fibres conjonctives* dans le périoste, la dure-mère, le derme de la peau et des muqueuses, etc. En un mot, on vit que la fibre conjonctive constitue essentiellement ces divers organes.

Autant que la disposition normale, les altérations du tissu cellulaire ou conjonctif attirèrent de bonne heure l'attention des médecins.

On décrivit les transformations successives qu'il subit, lorsqu'on le considère chez l'embryon, chez les sujets jeunes, puis adultes et enfin chez les vieillards. On constata la facilité avec laquelle il se reproduit quand il a été détruit. On étudia avec soin sa puissance de régénération.

Un seul point semblait échapper à la sagacité des histologistes : c'est la façon dont se développe la fibre, c'est-à-dire le faisceau de fibrilles conjonctives.

Dès que Schwann eut montré, vers 1838, que les animaux sont constitués au début par de petites masses élémentaires, dites *cellules*, on s'appliqua à rechercher la part qu'elles prennent à la for-

mation du tissu conjonctif. Il est inutile d'insister sur la théorie, aujourd'hui justement abandonnée, de la production de toutes pièces du noyau et de la cellule se faisant aux dépens d'une substance amorphe, quoique organisée. Mais la cellule embryonnaire du tissu conjonctif une fois formée, comment se comporte-t-elle pour donner naissance au tissu conjonctif? Telle est la question que Schwann s'est posée, et, depuis cette époque, elle n'a cessé d'être un sujet de controverses parmi les histologistes [1].

On peut ramener les diverses manières de voir sur la formation des faisceaux de fibrilles conjonctives à deux principales : selon les uns, ces faisceaux sont d'origine *intra-cellulaire*, et selon les autres, de provenance *extra-cellulaire*.

I. *Origine intra-cellulaire des fibrilles conjonctives.*

Schwann étudiant le tissu jeune des embryons décrivit une évolution différente aux cellules de nature conjonctive constituant ces êtres : les unes s'allongent, deviennent fusiformes ou étoilées et poussent des prolongements qui deviennent les fibres conjonctives de l'adulte; les autres restent arrondies et flottent dans la sérosité du tissu conjonctif.

En France, Ch. Robin arriva au même résultat par l'étude du développement du tissu conjonctif. Il appela les noyaux et les cellules formant la masse conjonctive de l'embryon *éléments embryoplastiques.*

De ceux-ci, les uns conservent une forme arrondie même chez l'adulte, les autres acquièrent un corps cellulaire devenant fusiforme ou étoilé (*corps fibroplastiques*). Les prolongements fibrillaires dont ces derniers se munissent deviennent les fibres conjonctives.

A cette manière de voir de Schwann et Robin se rattachèrent, après avoir fait une étude spéciale de ce sujet, un grand nombre d'histologistes. Qu'il me suffise de citer les observateurs suivants dont l'opinion ne diffère que par des nuances secondaires.

Pour Max Schultze, la portion périphérique de la cellule conjonctive seule se transforme en fibre conjonctive, pendant que la

1. Je renvoie, pour les indications bibliographiques antérieures à 1887, à mes articles *Embryoplastique* et *Plasmatique* du *Dictionnaire encyclopédique des Sciences médicales.*

partie du protoplasma entourant le noyau persiste avec le noyau pour représenter le corpuscule du tissu conjonctif.

Brüke, Kusnetzoff, Fr. Boll, Frey, etc., font tous dériver les fibres du tissu conjonctif des prolongements qu'émet le protoplasma des cellules embryonnaires.

II. *Origine extra-cellulaire des fibrilles conjonctives.*

Dès 1840, Henle, portant son attention sur le développement des tendons, crut voir apparaître les fibrilles conjonctives dans l'intervalle des cellules. Elles résultent, selon lui, de la fissuration de la substance homogène intercellulaire.

Virchow, Donders, J. Kollmann, Ranvier, Pouchet et Tourneux, etc., adoptèrent l'opinion de Henle. Ils admettent la formation d'une substance homogène, amorphe, se déposant entre les cellules conjonctives jeunes.

Pour eux, la substance intercellulaire prend naissance par une sorte d'exsudation qui se fait du protoplasma des cellules. Plus tard, cet exsudat se fendille ou se clive en fibrilles conjonctives : le faisceau de fibrilles conjonctives, au lieu d'être le résultat d'un travail intracellulaire, serait une formation secondaire, c'est-à-dire *extra-cellulaire*, comparable au mucus que laisse échapper la cellule caliciforme. Une fois complètement développés, les faisceaux de fibrilles comprimeraient les cellules comprises dans leur intervalle et les aplatiraient, de façon à en faire des lamelles ou des cellules étoilées, c'est-à-dire *cellules plates* disposées à leur surface.

Pour mieux faire ressortir les difficultés d'observation et d'interprétation, je citerai les variations successives d'opinion de deux histologistes éminents.

Kölliker s'est rallié jusqu'en 1861 à la manière de voir de Schwann; mais, depuis cette époque, il défend le point de vue de Henle.

Rollett [1], après avoir suivi le développement du grand épiploon et des tendons, trouva d'abord que les fibrilles conjonctives prennent naissance dans la substance intercellulaire. Plus tard, Rollett [2] inclina à penser que les fibrilles résultent d'une transformation directe du protoplasma cellulaire.

1. *Stricker's Handbuch der Lehre,* von den Geweben, 1871.
2. *Ueber die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes* (*Untersuch. aus dem Institute f. Physiol. u. Histol.* in Graz, 1873, p. 257).

III. — Il est un fait sur lequel tout le monde est d'accord : partout où plus tard il y aura du tissu conjonctif, qu'il soit lâche, qu'il devienne tendineux ou fibreux, *il existe à l'origine chez l'embryon, des cellules arrondies, petites et serrées* [1].

Le désaccord commence dès qu'il s'agit de décider si les fibrilles de nature collagène, qui apparaissent bientôt, se produisent en dehors des cellules ou dans le protoplasma cellulaire même.

Dès 1872, Ch. Legros, élève de Ch. Robin et professeur agrégé de la Faculté de médecine de Paris, fit, avec Grandry de Liège, une série d'observations remarquables qu'il a consignées dans le *Traité pratique d'anatomie médico-chirurgicale* de A. Richet (4e édition, 1873). Après la mort prématurée de Legros, M. Richet a résumé ces observations dans la 5e édition du même ouvrage (p. 53 et 54).

Dans une longue note (*loc. cit.*, p. 38, 39, 40), M. Legros montre et figure des cellules conjonctives (corps fusiformes et étoilés) ; elles sont d'abord transparentes et homogènes; leurs prolongements s'allongent et s'unissent à ceux des éléments ; « de sorte que dans le cordon ombilical et mieux encore dans les tendons, on voit à une certaine période des traînées rubanées avec des renflements et des noyaux de distance en distance, en un mot quelque chose d'analogue au développement des muscles ».

« A ce moment, les noyaux se segmentent ; la segmentation n'atteint pas cependant la périphérie des corps fusiformes soudés par leurs extrémités ; la substance périphérique du cylindre plus condensée constitue déjà une sorte d'enveloppe. Plus tard une striation longitudinale apparaît dans ces cylindres et les fibrilles se constituent. »

Les résultats de Ch. Robin et de Legros ont été considérés comme non acceptables par M. Ranvier (*Traité technique*, 1re édition, p. 404), parce que ce dernier auteur estime que tous les histologistes, qui ont fondé leurs théories sur l'examen des tissus frais et sans réactifs, ont été induits en erreur par leur méthode.

Les observations dont j'ai à parler maintenant échappent non seulement à ce reproche ; mais, faites d'après les procédés les plus perfectionnés de la technique actuelle, elles ont encore l'avantage

1. Je néglige à dessein, dans cette revue, de parler des éléments accessoires du tissu conjonctif, c'est-à-dire des *leucocytes* et de leurs dérivés, les *clasmatocytes*, que Ranvier a découverts récemment (*C. R. Ac. des Sc.*, 27 janvier 1890).

de comprendre toute la série des stades marquant le développement du tissu conjonctif.

A. *Développement du tissu réticulé et sa transformation en tissu fibreux.* — Dès 1885, j'ai vu en étudiant le développement de la bourse de Fabricius [1] que la trame conjonctive de l'organe est d'abord représentée par des cellules arrondies. Celles-ci deviennent fusiformes et étoilées et leurs prolongements circonscrivent en s'anastomosant les mailles où se logent les éléments épithéliaux de l'organe. Plus tard, les prolongements des cellules conjonctives deviennent fibrillaires, s'accroissent en épaisseur et constituent des travées de fibres conjonctives.

La charpente réticulée des amygdales [2] se développe de la même façon et passe par les mêmes phases évolutives : chez les divers mammifères que j'ai examinés, le chorion de la muqueuse est représenté, au moment où y pénètrent les bourgeons épithéliaux, par une masse de cellules mésodermiques (conjonctives) arrondies, qui se munissent de prolongements s'anastomosant les uns avec les autres et formant le réseau conjonctif. Les parties épaissies ou nœuds du réseau sont constituées par des cellules dont le protoplasma renferme un noyau central. Avec les progrès de l'âge, les prolongements cellulaires s'épaississent, les fibrilles conjonctives apparaissent dans ces prolongements, qui augmentent d'épaisseur : c'est ainsi que se forment des trabécules, puis des travées conjonctives qui transforment la charpente en une trame fibreuse. J'ai observé récemment des phénomènes évolutifs absolument identiques pendant le développement du réseau conjonctif des plaques de Peyer (cobaye, lapin, mouton, bœuf, cheval).

Six ans après mes premières recherches, M. Laguesse [3], en étudiant le développement et la structure de la charpente de la rate, arrive au même résultat : le réseau splénique se forme aux dépens de cellules étoilées dont les prolongements s'anastomosent [4].

Tel est le mode de développement, du tissu conjonctif, dit *réti-*

1. *Journal de l'Anatomie et de la Physiol.*, 1885, p. 370.
2. Retterer, *Origine et évolution des amygdales* (même Journal, 1888).
3. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1891.
4. Notons cependant que M. Laguesse ne considère pas ce réseau comme formé de fibres conjonctives. Il oppose la nature de ce réseau splénique à celle du tissu fibreux de la capsule splénique où les fibres conjonctives se sont développées, selon cet auteur, en dehors des cellules.

culé : il prend naissance aux dépens de cellules conjonctives : le protoplasma, formant d'abord une masse arrondie, s'allonge en divers sens ; les prolongements anastomosés eux-mêmes s'épaississent, les fibrilles y apparaissent, et les cellules et leur protoplasma étoilé deviennent des faisceaux de fibrilles conjonctives.

B. *Quant au tissu conjonctif sous-cutané, au cordon ombilical, au grand épiploon, au mésentère et aux tendons*, leur développement vient d'être étudié avec soin par un histologiste russe, B. Lwoff [1]. Cet auteur trouve que dans ces divers organes, les fibrilles conjonctives se forment aux dépens des couches périphériques du corps cellulaire. C'est la substance protoplasmique même des cellules conjonctives qui devient fibrillaire.

Il a examiné à cet effet les organes précédents sur les embryons de mouton à tous les stades du développement. Il a suivi les modifications successives que subissent les cellules conjonctives. D'abord arrondies, celles-ci s'allongent et se disposent en séries, dont chacune représente une file de cellules. Chaque file de cellules a la forme d'un cylindre dont le protoplasma périphérique se transforme en fibrilles se continuant d'une cellule à l'autre. La partie axile du cylindre est occupée par le noyau et la zone protoplasmique centrale. A mesure que les fibrilles conjonctives se différencient de la périphérie vers le centre de la cellule, celle-ci diminue de diamètre. Autrement dit, la cellule s'amincit d'autant plus que l'enveloppe fibrillaire devient plus épaisse. Chaque file de cellules ou cylindre donne naissance à un faisceau de fibrilles conjonctives. Pour Lwoff, tout le protoplasma de la cellule conjonctive ne se transforme pas en fibrilles ; celles-ci ne se produisent que dans la portion périphérique du corps cellulaire.

C'est ainsi que les fibrilles conjonctives sont élaborées dans le protoplasma de la cellule conjonctive, à la manière dont les fibrilles musculaires apparaissent dans le protoplasma de la cellule musculaire de l'embryon. La formation des fibrilles commence à la superficie des cellules pour en gagner peu à peu le centre. Aux dépens de chaque file de cellules se développe un faisceau conjonctif.

1. *Ueber die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes* (*Sitzunsberichte der Kaiserlich. Akad. der Wissensch*, XCVII Bd., V Heft, 1889).

Une seule cellule ne produit qu'une portion du faisceau conjonctif, dont l'ensemble correspond à une série de cellules ayant chacune élaboré un segment du faisceau.

Il est plus que probable que Lwoff n'a jamais eu connaissance des observations de Legros; malgré les procédés différents qu'ont employés ces auteurs, il est remarquable qu'ils soient arrivés à des résultats aussi identiques.

M. Ranvier [1] soutient que pendant la période de croissance, comme lorsque le développement est achevé, il n'y a pas de rapport de forme entre les faisceaux conjonctifs et les cellules.

Voici comment il s'y prend pour démontrer que les noyaux et les cellules qui y correspondent sont toujours situés à la surface du mésentère. Par exemple, un fragment de mésentère du lapin est mis dans du picrocarminate pendant vingt-quatre heures, puis lavé dans l'eau avec le pinceau. Soumis alors à l'examen microscopique, il ne présente plus aucun noyau. Donc le stroma de la membrane n'est constitué, d'après Ranvier, que par du tissu conjonctif sans cellules.

Lwoff a procédé de la même façon que Ranvier : il a traité le grand épiploon et le mésentère avec le pinceau et a enlevé les cellules superficielles, dites endothéliales; après avoir complètement débarrassé ces membranes du revêtement superficiel, cet auteur a constaté que les cellules conjonctives sont restées en lieu et place dans le faisceau même des fibrilles conjonctives.

C. — Enfin, il nous reste à parler d'un travail tout récent de W. Flemming [2] : cet éminent observateur a étudié un vertébré inférieur par des procédés encore différents des précédents. En examinant le feuillet pariétal du péritoine et le poumon de larves de salamandres, Flemming a vu dans le protoplasma des cellules conjonctives apparaître des fibrilles rectilignes ou onduleuses disposées dans le sens des prolongements cellulaires. Il a nettement constaté leur présence dans le protoplasma même et non en dehors. Ces fibrilles sont en continuité avec le réseau fibrillaire du protoplasma. Elles ont tous les caractères de la substance collagène et sont donc de nature conjonctive.

1. *Traité technique*, 1re éd., p. 368; 2e éd., p. 302 et 334.
2. *Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen* (*Festsschrift R. Virchow*, 1891).

Flemming conclut également de ces faits que le protoplasma de la cellule se transforme en fibrilles.

Résultats. — D'après ces phénomènes de développement chaque faisceau de fibrilles conjonctives représente un cylindre résultant de la soudure de plusieurs cellules conjonctives embryonnaires. Celles-ci se mettent bout à bout, leur protoplasma se soude au point de contact, de sorte que la fibre ou faisceau de fibrilles conjonctives est l'homologue d'un faisceau de fibrilles musculaires ou fibre musculaire. Comme la fibrille musculaire, la fibrille conjonctive est le produit d'élaboration ou une véritable division du travail qui se fait dans le protoplasma de la cellule originelle.

Ce mode de développement nous rend compte d'un fait de structure jusqu'à ce jour inexpliqué. M. Ranvier a montré, en effet, que chaque faisceau de fibrilles conjonctives est entouré d'une gaine spéciale, une sorte de membrane d'enveloppe. Celle-ci est soutenue de distance en distance par des fibres disposées autour d'elle en anneau ou en spirale. De la surface interne de la gaine du faisceau conjonctif partent des cloisons de même nature, qui se prolongent dans l'intérieur du faisceau.

La présence de cette gaine s'explique parfaitement par le développement intracellulaire des fibrilles conjonctives : à cet effet, le protoplasma de chacune des cellules disposées en une file d'éléments embryonnaires, élabore des fibrilles conjonctives dans son intérieur. Mais tout à la surface de ces cellules persiste une couche de protoplasma, qui est comparable à la membrane cellulaire ou au sarcolemme de la fibre musculaire. Enfin, les anneaux ou spirales du faisceau de fibrilles conjonctives sont probablement des épaississements locaux correspondant aux points où les cellules conjonctives embryonnaires se sont soudées.

Développement de la fibre élastique. — Outre la fibre conjonctive ou collagène et les cellules conjonctives, le tissu conjonctif présente un troisième élément, la *fibre élastique*.

L'histoire de la fibre élastique est loin d'être élucidée. Les opinions relatives à son développement sont plus variées encore que celles qui ont trait à la fibre conjonctive.

On peut les grouper de la façon suivante :

1. — *Origine nucléaire des fibres élastiques.*

HENLE, dès 1841, pensa que les fibres élastiques dérivent des noyaux de certaines cellules.

Récemment, N. KUSKOW est arrivé à un résultat semblable.

N. KUSKOW [1] a examiné à cet effet le ligament cervical et du cartilage réticulé de divers mammifères, traité par différents réactifs fixateurs. Il arrive à conclure que les fibres élastiques sont des prolongements du noyau de la cellule.

2. — *Origine protoplasmique ou intra-cellulaire des fibres élastiques.*

Pour LEGROS (*loc. cit.*, p. 41), le tissu élastique dérive des cellules fusiformes et étoilées du tissu conjonctif embryonnaire : les prolongements de ces cellules s'épaississent et deviennent résistants et élastiques en même temps que les noyaux disparaissent.

CH. ROBIN [2] a suivi le développement des fibres élastiques dans les artères, les ligaments jaunes et les veines. Les fibres élastiques apparaissent, selon cet auteur, à l'état de ramifications d'une cellule étoilée, dont le noyau s'atrophie peu à peu.

MAX SCHULTZE, O. HERTWIG, GERLACH, etc., pensent également que les fibres élastiques sont des différenciations du corps cellulaire.

3. — *Origine extra-cellulaire des fibres élastiques.*

La majorité des auteurs se rattachent à cette dernière manière de voir. Dans une substance primitivement hyaline et amorphe apparaissent des fibres. Celles-ci, selon M. Ranvier (*loc. cit.*, p. 414), résulteraient de la juxtaposition et de la soudure de grains élastiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Nous devons à M. RANVIER une étude magistrale du tissu conjonctif arrivé à son développement le plus complet, lorsqu'il est constitué par des faisceaux de fibrilles conjonctives, par des fibres élastiques et des cellules plates. Depuis ces recherches, certains auteurs ont voulu ramener toutes les variétés du tissu conjonctif,

1. *Archiv. f. mik.*, t. XXX, p. 32, 1887. On trouve dans ce travail une partie de l'historique de la question.
2. Article *Élastique*, p. 80, 81 et 82 (*Dict. encyclop. des Sciences médicales*).

à ce type devenu classique; d'autres ont été plus loin encore, cherchant à retrouver dans le tissu conjonctif embryonnaire la disposition et la texture de la gaine lamelleuse des nerfs, par exemple. Je cite à l'appui de mon assertion le travail intéressant de M. J. Champeil [1]. Cet auteur donne de beaux dessins des cellules conjonctives jeunes constituant le crâne membraneux des embryons de mouton. Il montre que plus tard ces cellules rangées en assises sont aplaties parallèlement à la surface et rappellent des couches d'éléments épithéliaux. Ces faits et les aspects qu'il obtient par les procédés usités dans l'étude du tissu conjonctif adulte, sont expliqués, par cet auteur, de la façon suivante : « Il s'agit là de plans cellulaires constitués par de l'endothélium, superposés et séparés par des lignes de substance fondamentale étroites et tenaces. Ces plans passent fréquemment les uns dans les autres, de manière à constituer en fin de compte ce qu'on appelle un système de tentes. »

Il me semble que c'est singulièrement forcer les analogies que de voir dans des traînées de cellules superposées un système de gaines lamelleuses, à une époque où il n'y a pas encore trace de fibrilles conjonctives. Si l'on suit au contraire le développement normal de ces traînées cellulaires, on constate que l'apparition des fibrilles conjonctives est toujours secondaire : *pour le tissu conjonctif comme pour tous les autres tissus, l'état cellulaire précède toujours l'état fibrillaire.*

Même en admettant l'origine extra-cellulaire des fibrilles conjonctives, on ne peut nier que celles-ci succèdent à la production de nombreuses assises de cellules et qu'elles sont en corrélation intime avec le protoplasma ou les produits que celui-ci a laissé exsuder.

Si au contraire on accorde quelque valeur aux faits de développement que je viens de signaler, le mode de formation des fibres conjonctives dans les membranes fibreuses devient des plus clairs : le protoplasma des cellules conjonctives élabore des fibrilles orientées dans le sens des traînées cellulaires. Celles-ci constituent plus tard les lamelles fibreuses, dans lesquelles le reste du corps cellulaire, renfermant le noyau, persiste sous forme de cellule plate ou devient rudimentaire (*cellule dormante*) [2].

1. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1889, p. 650 et suivantes.
2. Tous les observateurs ont été frappés de l'abondance extrême des cellules dans le tissu conjonctif *jeune* et de leur rareté dans le tissu conjonctif *adulte*. Que deviennent

Dans d'autres organes, le derme par exemple, le tissu conjonctif atteint un développement variable selon la partie que l'on considère : à la surface du derme, le sommet des papilles conserve un tissu conjonctif plus ou moins embryonnaire (cellules conjonctives jeunes entourées d'un faible corps cellulaire). Vers le centre et à la base des papilles, les cellules conjonctives prennent une forme étoilée ou en fuseau, munie de prolongements anastomosés. Plus profondément encore, l'évolution est plus complète : le protoplasma des cellules conjonctives se différencie en faisceaux de fibrilles entrecroisés. Le tissu réticulé de la muqueuse intestinale

les cellules, à mesure que les fibrilles conjonctives se développent? Jusque dans ces derniers temps, on ignorait le sort des éléments cellulaires et l'on admettait que leur disparition était parallèle au développement des fibrilles conjonctives.

Les recherches toutes récentes du professeur P. Grawitz et de ses élèves viennent de jeter un jour nouveau sur cette question. A mesure que le protoplasma des cellules conjonctives jeunes se transforme en fibrilles, le corps cellulaire se réduit et diminue d'autant, en même temps que le noyau devient moins apparent : l'élément passe à l'état de cellule *dormante* ou *latente*.

P. Grawitz et Viering (*Archiv de Virchow*, Bd 125, p. 252, et Bd 127, p. 96) ont découvert, en effet, dans le tendon normal des cellules qui ne sont ni des cellules conjonctives fixes ni des globules blancs. Ce sont des cellules dont le protoplasma est devenu fibrillaire, et dont le noyau se dérobe, dans les conditions ordinaires, à l'observation. Nous sommes en présence de cellules conjonctives à l'état de sommeil ou de vie latente; ce sont les *cellules dormantes* ou *latentes* de Grawitz. Au point de vue embryonnaire, elles sont les résidus ou restes des cellules conjonctives jeunes dont le protoplasma s'est différencié en fibrilles conjonctives. Comme l'a montré Grawitz, il suffit d'une nutrition plus active, sous l'influence d'une irritation légère, pour que le noyau de ces cellules dormantes se charge de nouveau de chromatine, devienne colorable et s'entoure d'un corps cellulaire en forme de fuseau. Plus tard, le noyau se met à se diviser en présentant les phénomènes de la karyokinèse.

Ces faits rendent compte du mode de production de l'état pathologique connu sous le nom d'*infiltration de petites cellules* et attribué jusqu'aujourd'hui, mais à tort, à l'immigration des globules blancs.

D'autre part, H. Schmidt (*Archiv. de Virchow*, Bd 128, p. 58) a montré des formes cellulaires semblables dans le tissu adipeux, où elles constituent par leur réunion une membrane homogène entourant la vésicule adipeuse. — Quand sous l'influence de l'irritation, la nutrition augmente, ces cellules se réveillent de cet état de vie latente. Le protoplasma augmente autour de chaque noyau et il se forme des amas de cellules ayant toutes les propriétés des éléments conjonctifs jeunes.

En dissociant des bourgeons charnus ou du tissu inodulaire *frais*, Grawitz (*loc. cit.*, p. 101) y a trouvé des corps fusiformes pourvus d'un noyau ovalaire sans trace de corps cellulaire. Le noyau se continue directement avec un faisceau délié de fibrilles conjonctives; autrement dit, le faisceau de fibrilles conjonctives représente le corps cellulaire du noyau.

Après avoir partagé l'opinion des auteurs qui admettent l'origine extracellulaire des fibrilles conjonctives, Grawitz dit expressément que les recherches précédentes ont modifié sa manière de voir : il est convaincu aujourd'hui que le corps cellulaire même des cellules conjonctives se transforme en fibrilles conjonctives.

En un mot, l'histologie normale, le développement et les faits expérimentaux et pathologiques concordent et aboutissent au même résultat : *les fibrilles conjonctives sont une élaboration et une différenciation du protoplasma même des cellules conjonctives.*

est également constitué par des cellules étoilées et anastomosées, et le noyau de ces cellules persiste toujours dans l'intérieur des nœuds formés par le réseau.

Pour constater la présence de nombreux noyaux dans les nœuds du tissu réticulé formant la charpente des ganglions lymphatiques, il suffit d'examiner ces organes sur des jeunes sujets. J. Orth [1] recommande à cet égard les ganglions mésentériques du veau.

Cette façon de comprendre l'évolution des cellules, composant le tissu conjonctif embryonnaire, a deux avantages : 1° elle nous explique la formation de toutes les variétés du tissu conjonctif (réticulé, lâche, condensé, fibreux, etc.); 2° elle nous rend compte de la forme et du sort variables des cellules qu'on y trouve chez l'adulte.

Beaucoup de cellules conjonctives embryonnaires sont loin de transformer leur protoplasma en fibrilles conjonctives.

Selon le milieu où elles se trouvent placées, elles subissent une évolution des plus différentes. Il convient, à cet égard, de les grouper de la façon suivante :

1. Elles peuvent conserver leur forme arrondie, présenter un faible corps cellulaire, sans émettre de prolongements (surface du derme et du chorion).

2. Elles peuvent acquérir, en s'accroissant, un corps cellulaire plus notable, de forme arrondie ou polyédrique : leur protoplasma élabore de la graisse (cellules adipeuses), des granulations pigmentaires (cellules pigmentées), des granules bruns ou jaunes (cellules interstitielles du testicule, de l'ovaire, etc.). D'autres, situées au voisinage des vaisseaux, présentent des granulations spéciales (*Plasmazellen* de Waldeyer); d'autres enfin se remplissent et se gorgent de corpuscules particuliers (*Mastzellen* d'Ehrlich).

3. Elles se disposent en éléments aplatis et à bords contigus, à la surface des membranes, pour former le revêtement endothélial des séreuses, des vaisseaux, etc.

4. Elles s'allongent et émettent des prolongements multiples (cellules étoilées formant le réticulum des muqueuses, des ganglions lymphatiques, des amygdales, des plaques de Peyer, de la rate).

5. Le protoplasma des cellules conjonctives produit des fibrilles conjonctives donnant naissance aux faisceaux collagènes du tissu

1. *Cursus der Normalen Histologie*, 5e éd., p. 132.

fibreux, tendineux, etc. : le reste du corps cellulaire constitue la cellule plate renfermant le noyau de la cellule primitive.

En résumé, les cellules conjonctives s'éloignent d'autant plus de leur état embryonnaire que leur protoplasma élabore plus de substances dans son intérieur. Elles prennent une forme lamellaire pour revêtir les organes; elles peuvent devenir arrondies, polyédriques ou étoilées, quand elles produisent du pigment ou des corpuscules de diverses sortes. Quand elles forment un tissu de soutien ou de remplissage, elles se mettent bout à bout ou leurs prolongements fusiformes ou étoilés s'anastomosent, *pendant que leur protoplasma élabore des fibrilles conjonctives.*

De cette façon, l'histoire du tissu conjonctif, au lieu de faire exception, rentre dans la règle générale : *pour le tissu conjonctif, comme pour tous les autres tissus, l'état cellulaire précède l'état fibrillaire, et, comme toutes les autres fibres (musculaire et nerveuse), la fibre conjonctive est le produit d'un travail intra-cellulaire aboutissant à la formation d'un faisceau de fibrilles.*

Le Propriétaire-Gérant :
Félix ALCAN.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DU PÉNIS ET DU CLITORIS

CHEZ LES FŒTUS HUMAINS

Par ÉD. RETTERER,

Docteur ès sciences naturelles, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

(*Planches XIII et XIV.*)

La rareté ou le mauvais état de conservation des embryons humains du premier et du deuxième mois de la vie intra-utérine explique, que jusqu'aujourd'hui aucun observateur n'a pu suivre chez l'homme, du moins que je sache, le mode de division du cloaque. Comme je l'ai montré dans un travail précédent [1], c'est à l'étude des embryons de mammifères que nous devons les notions les plus complètes sur cette question. Selon toutes les probabilités, l'homme rentre, pour ce qui concerne l'évolution et le cloisonnement du cloaque, dans le plan général d'organisation des mammifères, bien que certains détails puissent différer.

Dans le présent travail, je vais examiner chez les embryons et les fœtus humains les points suivants :

I. — L'éminence et gouttière urogénitale des embryons humains.

II. — Le mode de fermeture de l'urèthre dans la portion terminale du pénis et la façon dont le gland se délimite du reste de l'organe.

III. — L'évolution des tissus péricaverneux et périspongieux *en arrière* du col du pénis et au niveau du gland.

IV. — Le mode de formation de la valvule et du sinus de Guérin.

V. — L'évolution de l'épithélium glando- ou balano-préputial.

1. *Sur l'origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères.* (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1890, p. 127 et 154.) Je désignerai dans la suite ce travail par les initiales : *1er Mém.*

VI. — Le tissu embryonnaire qui précède le tissu érectile.

VII. — L'origine de l'épithélium uréthral et de la gouttière uréthrale et le mode de formation du prépuce.

VIII. — La valeur morphologique du gland.

IX. — Le développement de l'éminence génitale dans le type féminin.

X. — Les homologies des organes génitaux externes dans les deux sexes.

XI. — Les homologies fondées sur l'évolution variable.

I. — *Éminence et gouttière urogénitale.*

A. Conformation. — Je commencerai par les embryons masculins [1]. Sur le plus jeune embryon que j'ai examiné, le cloisonnement du cloaque était achevé de sorte que l'ébauche périnéale existait déjà. Cet embryon avait une longueur de 2 cent. 5 du vertex au coccyx et 3 centimètres du vertex au talon. Je continuerai dans la suite à donner ces deux longueurs sous la formule de 2 cent. 5 sur 3 centimètres (fin du 2e mois lunaire) et ainsi pour les embryons et les fœtus plus âgés.

Je n'insiste pas sur les formes extérieures des parties, qui sont essentiellement les mêmes que celles que j'ai dessinées et décrites sur le lapin et le mouton (*1er Mém.*, fig. 43, 61, 62, 63). Qu'il me suffise d'ajouter que M. Tourneux (*loc. cit. dans 1er Mém.*, 1889, Planche VIII) et W. Nagel [2] figurent des embryons humains, dont les organes génitaux externes ont une configuration et une disposition analogues à celles des mammifères en question.

La figure 1 représente une section longitudinale et bilatérale de l'éminence génitale de cet embryon; on voit qu'elle passe à un niveau inférieur, c'est-à-dire près de la surface ventrale de l'organe, puisqu'elle comprend la coupe de la gouttière uréthrale ou uro-génitale (*gu*). Celle-ci est limitée en arrière par le rudiment périnéal (*p*) qui la sépare du rectum (*r*). La base de l'éminence génitale est en continuité directe avec le périnée, lequel présente un épaississement notable (*b*) dit le *bourrelet génital* des auteurs. Je rappelle ce que j'ai déjà dit (*1er Mém.*, p. 155 et 122), à savoir que

1. J'ai résumé les résultats préliminaires de ces recherches dans deux notes à la *Société de biologie* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 11 octobre 1890 et 28 novembre 1890; *Mémoires*).

2. *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen* (*Archiv. f. mik. Anatom.*, t. XXXIV, fig. 34 à 37).

ce bourrelet n'a pas d'existence propre, mais figure simplement la partie postérieure, épaissie, des replis génitaux (*rg*).

C'est la lèvre interne de cette saillie postérieure des replis génitaux qui, en se repliant en dedans vers la ligne médiane et en se soudant à sa congénère, constituera le corps spongieux de l'urèthre. En se prolongeant en avant, vers le sommet de l'éminence, les replis génitaux s'amincissent et constituent la partie libre de l'éminence ou tubercule génital (*tg*).

La figure 2 représente une coupe qui passe à un niveau plus élevé (plus rapproché du dos de l'éminence génitale) : elle montre le corps caverneux embryonnaire (*ca*) avec ses deux racines, le tout entouré de la partie dorsale des replis génitaux (*rg*). En arrière du corps caverneux, on aperçoit la section, sans forme de fente transversale, du sinus uro-génital (*cu*), puis la cloison uréthro-rectale (*clu*), ensuite la cavité péritonéale (*cpp*) et enfin la section du rectum (*r*).

La comparaison de ces figures avec ce que j'ai décrit sur le lapin, le mouton et le porc, à l'âge correspondant, montre mieux que toute considération l'identité presque parfaite de la disposition et de la structure des parties.

Les fig. 3 à 6 représentent des sections faites dans le même sens sur les parties semblables d'un embryon humain long de 4 centimètres sur 6 centimètres (début du 3e mois lunaire).

La figure 3 est une section passant par le corps caverneux du tubercule génital dont la face inférieure est parcourue sur toute sa longueur par la gouttière urogénitale. Vers le tiers antérieur, on remarque un rétrécissement circulaire (*cgp*), ébauche de la délimitation du gland et du corps du pénis. (*Voir plus loin.*) Le corps caverneux (*ca*) se trouve dans un stade analogue à celui de l'embryon plus jeune.

La coupe 4 passe plus en arrière — c'est-à-dire plus près de l'anus — et comprend le bout du gland (*gl*) fissuré à sa face inférieure (*gu*), ainsi que la section de la région périnéale. La gouttière urogénitale est encore ouverte et limitée de part et d'autre par les prolongements ventraux des replis génitaux. Ici il convient de préciser certains termes : les replis génitaux sont fusionnés du côté dorsal en une masse unique dans laquelle viennent se rendre, pour s'accoler devant le pubis, les deux racines du corps caverneux. Du côté ventral, les replis génitaux se prolongent en deux lames bordant la ligne médiane, de telle sorte qu'elles constituent deux saillies, les

replis uréthraux (*ru*) qui délimitent et forment la gouttière urogénitale ou simplement uréthrale (*gu*, fig. 4 et 5). La portion mésodermique de ces replis qui borde immédiatement la gouttière est constituée, par un tissu dense et serré, l'ébauche du corps spongieux (fig. 6, *cp*). C'est la répétition de ce que j'ai décrit (*1*er *Mém.*) sur le lapin et le porc.

Après avoir ainsi établi la forme des parties, voyons leurs rapports et la façon dont se ferme la gouttière uréthrale dans la région périnéale.

Dans la figure 4, la coupe passe au point de convergence des deux racines des corps caverneux. La gouttière uréthrale a la forme d'une fente verticale; le tubercule génital étant, à l'état normal, recourbé, en bas et en arrière, a été sectionné vers son extrémité, et on voit que son sommet présente déjà deux replis uréthraux, circonscrivant la gouttière balanique.

La figure 5, représentant une coupe postérieure à la précédente, montre de quelle façon le bord inférieur de l'un des replis uréthraux se rapproche de celui de son homologue; il en résulte en ce point un rétrécissement consécutif de la gouttière uréthrale du côté de la peau. On constate que les racines des corps caverneux (*ca*) tendent à converger en dedans des branches ischio-pubiennes (*ip*). Enfin, la figure 6 représentant la coupe qui suit la précédente du côté de l'anus, montre la fermeture de la gouttière urogénitale et l'ébauche du corps spongieux (*cp*).

Les figures précédentes indiquent que la fermeture de la gouttière génitale ou uro-génitale se fait chez l'embryon humain selon le mode que j'ai décrit sur les embryons de lapin et de porc (*1*er *Mém.*) : les bords inférieurs des replis génitaux ou mieux les replis uréthraux s'incurvent l'un vers l'autre, étranglent la fente urogénitale, puis, arrivés au contact, ils se soudent et ferment l'urèthre. Les replis uréthraux sont formés d'un tissu cellulaire dense qui est le corps spongieux embryonnaire.

Cette description montre, en résumé, que sur les embryons humains, les plus jeunes que j'ai eus à ma disposition, l'évolution morphologique de la région périnéale, la fermeture de la gouttière uréthrale au niveau du périnée, la forme et la constitution du tubercule génital sont les mêmes que ce que j'ai décrit sur les embryons de quadrupèdes de l'âge correspondant.

B. Tubercule génital. — Dans les paragraphes suivants, je vais étudier : 1° le mode suivant lequel se fera la fermeture de la gouttière uréthrale dans la portion libre et pendante du pénis, et 2° la façon dont l'extrémité de la verge ou gland se délimite du reste de l'organe.

Tandis que sur les jeunes embryons le tubercule génital est tout d'une pièce, je répète à dessein qu'il existe, sur l'embryon de 4 centimètres sur 6 centimètres de long (fig. 3), un rétrécissement en forme de sillon circulaire qui marque la limite du corps du pénis et du gland.

La figure 7 représente la section longitudinale et bilatérale du tubercule génital d'un embryon humain mâle, long de 5 centimètres sur 7 centimètres (milieu du 3e mois). La coupe passe par la partie dorsale du corps caverneux dense et non vasculaire (*ca*). Le tissu qui l'environne est constitué par du tissu mésodermique jeune et vasculaire, et le tout est recouvert de l'ectoderme. Il n'y a pas de différenciation dans le tissu mésodermique qui entoure le corps caverneux. Aussi appellerons-nous à ce stade le revêtement du corps caverneux, le tissu péricaverneux (*pc*). A un millimètre environ du bout du pénis, se trouve un étranglement (*egp*) semblable à celui que nous avons indiqué sur un embryon plus jeune. A ce niveau le tissu péricaverneux a un diamètre moindre, mais ce qui frappe surtout, c'est la constitution de l'ectoderme à l'endroit de l'étranglement. Tandis que, sur le corps du pénis et le gland, le tissu épidermique atteint une épaisseur de 0 mm. 03 et est composé de plusieurs assises de cellules polyédriques et d'une assise unique de cellules cubiques formant la couche basiliaire épaisse de 0 mm. 006, on voit qu'au niveau de l'étranglement, l'ectoderme a une épaisseur deux fois plus considérable : la couche basilaire surtout se distingue par la hauteur des cellules cylindriques et l'épaisseur plus notable des couches sus-jacentes.

Les coupes plus superficielles, passant par conséquent plus près du dos de l'organe, montrent que cet épaississement ectodermique fait le tour du côté dorsal du pénis en figurant un croissant à concavité antérieure ou distale. L'étranglement occupe donc les parties latérales et la face dorsale du pénis.

Un grossissement plus fort (fig. 8) de l'un des côtés de la coupe précédente montre mieux ces relations et la constitution de l'épaississement ectodermique : la hauteur de ces cellules cylin-

driques, comparée à l'assise basilaire du reste du pénis, et le nombre des couches sus-jacentes indiquent qu'il résulte d'une multiplication locale des cellules épidermiques. En regard de cet épaississement, le derme (*ch*) semble être refoulé, de sorte qu'il en résulte un sillon circulaire. Autrement dit, nous sommes en présence d'une invagination épithéliale, dont le mode de formation rappelle celui d'un bourgeon glandulaire ou mieux encore celui de la lentille cristallinienne. Ce bourgeon en nappe, presque circulaire, délimite un segment de la portion distale ou terminale du pénis et sépare superficiellement le gland d'avec le corps du pénis. Remarquons-le bien, cette invagination s'est produite avant qu'il y ait trace du repli tégumentaire ou prépuce qui recouvrira plus tard le gland. Le sillon déterminé par cet épaississement ectodermique et son enfoncement dans le derme sont déjà limités en avant (fig. 7, en *cg*) par un rebord qui deviendra la couronne du gland et en arrière, par une saillie (*pr*) qui, s'accroissant par la suite, deviendra le prépuce. En raison de ces connexions et de son mode d'accroissement, j'appellerai cet épaississement ectodermique l'invagination balano- ou glando-préputiale. Il est préférable de se servir de cette dernière expression, parce qu'elle est moins longue que l'autre et surtout parce qu'elle est formée de deux mots, tous deux d'origine latine.

Le début de la production du sillon rétro-glandaire me semble dû à la prolifération du revêtement ectodermique et à la pénétration du bourgeon épithélial dans le tissu mésodermique du tubercule génital.

En suivant le développement de l'invagination glando-préputiale sur des embryons plus âgés, nous allons assister à l'évolution du sillon coronaire et à la formation du prépuce.

Les figures 9 et 9 bis représentent des coupes analogues aux précédentes sur un embryon long de 7 cent. 5 sur 10 cent. 5 (début du quatrième mois). La figure 9 bis est une section toute superficielle et dorsale (longitudinale et bilatérale) du bout du pénis. Le gland (*gl*) est séparé de la partie antérieure de la peau du pénis (*pr*) par une couche épithéliale affectant la forme d'un croissant à concavité antérieure ou distale. Une section passant par un plan plus profond (fig. 9) indique mieux encore le trajet demi-circulaire du bourgeon glando-préputial, s'enfonçant obliquement de dehors en dedans et d'avant en arrière. En avant, le

bourgeon épithélial est limité par un rebord saillant (*cg*), tandis qu'en arrière, il semble reçu dans une sorte de cupule que lui forme la peau du pénis. Le limbe de cette cupule constitue l'ébauche préputiale (*pr*), débordant à peine le sillon coronaire à l'époque que nous étudions.

Tandis que la face intérieure de ce bord postérieur ou rudiment préputial est tapissée de la couche basilaire de l'invagination glando-préputiale, la face extérieure est revêtue de l'ectoderme, qui n'est que la continuation de celui du corps du pénis.

L'invagination glando-préputiale a une profondeur de 0 mm. 02 à 0 mm. 5 èt une épaisseur de 0 mm. 08 à 0 mm. 1. Elle se compose des couches épithéliales suivantes : 1° d'une couche basilaire antérieure ou *glandaire*, haute de 0 mm. 015, présentant une ou deux rangées de cellules cylindriques à noyau allongé; 2° d'une couche basilaire postérieure ou *préputiale*, haute de 0 mm. 006 à 0 mm. 008, et à cellules cubiques dont le noyau est arrondi ou ovalaire et revêtant la face interne de l'ébauche préputiale jusqu'au bord du prépuce; 3° d'une couche moyenne de quatre à six rangées de cellules polyédriques.

Ces faits établissent que la délimitation du gland se fait sur le dos et sur les côtés du pénis par un bourgeonnement de l'ectoderme affectant la forme d'une nappe en croissant; il se creuse ainsi un sillon demi-circulaire, rétro-glandaire. Le fond de l'invagination glando-préputiale s'avance de cette façon du côté du corps caverneux. En même temps on voit le fond de l'invagination s'accroître dans le sens antéro-postérieur, de façon à présenter l'étendue notable d'un demi-millimètre sur le fœtus de 9 cent. sur 13 cent. (milieu ou fin du quatrième mois).

La fig. 10 représente une section du pénis de l'embryon de cet âge; on voit le canal de l'urèthre (*u*) qui est coupé obliquement en raison de la courbure du bout distal de l'organe; en *ca* est la section également oblique des corps caverneux; ensuite on aperçoit la coupe du gland (*gl*). Je fais observer que la région ano-génitale tout entière de cet embryon fut incluse dans du collodion pour maintenir les parties dans leurs rapports normaux. On voit de chaque côté du corps caverneux un prolongement (*egp*) de l'épiderme superficiel partant obliquement de la surface du pénis et s'enfonçant obliquement de dehors en dedans et d'avant en arrière. Il est facile de constater que le fond de ce prolongement arrive

presque au contact du corps caverneux et divise ainsi le tissu péri-caverneux en une lame extérieure, le prépuce (*pr*), et en une portion restant adhérente au corps caverneux. En un mot, l'invagination glando-préputiale a décollé la portion superficielle du tissu péri-caverneux pour constituer l'ébauche du prépuce (*pr*).

Les dimensions de ces parties sont les suivantes : la profondeur du prolongement épithélial est de 1 mm., environ, c'est là également la hauteur préputiale (*pr*).

Pour juger de la nature du revêtement épithélial qui se trouve sur les deux faces de cette invagination, il suffit de suivre l'épiderme du pénis à partir du milieu de cet organe jusqu'au gland.

Sur le corps du pénis, l'épiderme est épais de 28 μ dont 20 pour la couche formée de cellules superficielles polyédriques et 8 μ pour la couche basilaire à cellules cubiques. Sur le bord saillant du prépuce, l'épaisseur de l'épithélium est de 36 μ; sur la face interne du prépuce, elle est de 40 μ; dans le fond de l'invagination, elle atteint 55 μ, en même temps qu'on voit la couche basilaire présenter une épaisseur de 16 μ. Les cellules basilaires sont disposées sur deux rangées au lieu d'une seule assise telle qu'elle existe sur la face extérieure du pénis. L'épithélium du feuillet interne de l'invagination, c'est-à-dire celui qui tapisse l'étranglement *egp* et qui réunit le gland au pénis, est plus mince; il n'a que 24 μ et se continue avec celui du gland dont l'épaisseur varie sur la face dorsale de 24 à 28 μ.

Il y a une ligne de démarcation nette et même, comme on le voit sur le dessin, une fissure très étroite entre les surfaces de l'invagination balano-préputiale. Ce qui montre que c'est une fente naturelle à cette époque et non produite par la dilacération, c'est que les deux épithéliums en regard sont limités par des cellules aplaties et allongées dans le sens de la fente. Il est possible et même très probable que l'inclusion dans le collodion et la traction exercée par le rasoir aient contribué à séparer les deux couches cellulaires aplaties, dont l'une a été produite par la couche basilaire glandaire et l'autre par la couche basilaire préputiale.

Sur les embryons très jeunes, nous voyons donc la production d'un bourgeon ectodermique à plusieurs rangées de cellules basilaires. J'ai signalé ce fait général [1] depuis plusieurs années, à savoir

1. *Comptes rendus de la Société de biologie*, décembre 1886, et ce Journal, 1888, p. 12, *note*.

que, lors de la production des bourgeons épithéliaux (ébauches glandulaires, amygdales), on constate l'existence de plusieurs rangées de cellules basilaires souvent arrondies et cubiques. Plus tard (embryon 9 cent. sur 13 cent.) la couche basilaire revêt toute la surface mésodermique creusée par le bourgeon aussi bien sur la face postérieure, que sur le fond et la face antérieure; la couche basilaire est surmontée de plusieurs couches de cellules polyédriques devenant aplaties vers le centre de l'invagination. De plus, on remarque que le fond de cette dernière a une étendue de près d'un demi-millimètre : l'invagination a pénétré non seulement dans la profondeur, mais le fond a une certaine étendue longitudinale. Il s'est produit ainsi un rétrécissement séparant le gland d'avec le corps du pénis, et la surface comprise entre l'angle antérieur et postérieur du fond de l'invagination qui constitue l'étranglement est dit le col (*col*) du pénis ou du gland, entre *cg* et *p* de la figure 10. Le feuillet antérieur de l'invagination délimite le rebord arrondi et proéminent du gland, ce qu'on appellera la couronne du gland (*cg*), et le feuillet postérieur (*pr*) en s'accroissant prolonge son limbe pour recouvrir le gland : ce sera le prépuce (*pr*).

Le mode de formation de l'invagination glando-préputiale rappelle le bourgeonnement ectodermique aboutissant à la production du cristallin, et mieux encore, au point de vue morphologique, le développement de l'ongle. Comme je l'ai montré [1], la délimitation du lit unguéal se fait comme celui du champ glandaire par le bourgeonnement en nappe des couches ectodermiques : le pli unguéal se creuse, comme le col du pénis, grâce à la pénétration d'une invagination épithéliale. Le repli sus-unguéal figure l'ébauche préputiale, avant que celle-ci se soit allongée suffisamment pour recouvrir la totalité du gland.

Pendant que le prépuce, à diamètre à peine plus large que le gland, s'avance d'arrière en avant sur ce dernier, l'épithélium de la face interne du prépuce et celui de la face externe du gland, sont si intimement accolés, qu'ils se soudent en une lame épithéliale commune, que M. Tourneux appelle balano-préputiale.

On conçoit d'ailleurs aisément l'accolement et la soudure des cellules de l'invagination glando-préputiale, si l'on veut bien songer

1. Retterer, *Développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les mammifères*. Paris, 1885, F. Alcan, p. 181.

que ces deux feuillets épithéliaux se comportent comme l'ectoderme qui recouvre tout le corps de l'embryon : les cellules basilaires se multiplient et les éléments nouvellement formés repoussent les anciens, de sorte qu'à ce moment donné l'espace intermédiaire se comble et il y a juxtaposition et soudure des cellules qui sont en contact.

J'insiste sur la présence des deux couches basilaires dans le bourgeon glando-préputial, l'un sur la couronne du gland et le col du pénis et l'autre sur la face intérieure de l'ébauche préputiale. La couche basilaire glandaire est formée de deux assises de cellules allongées, cylindriques, et, la couche basilaire préputiale, d'une assise de cellules cubiques; cette dernière existe dès l'origine. M. Tourneux a méconnu et nié l'existence de la couche basilaire préputiale sur les jeunes embryons. Selon M. Tourneux [1], il n'existerait au début aucune délimitation appréciable entre les éléments épithéliaux et les cellules du feuillet moyen qui semblent avoir chevauché les uns sur les autres. Cependant, du quatrième au sixième mois, il se formerait une couche basilaire à la face externe de l'épithélium balano-préputial, à la suite d'une substitution ou d'une modification épithéliale.

Je crois, si je puis émettre une opinion sur les résultats de mon savant ami et distingué observateur, que ce sont les coupes obliques qui ont dû faire admettre cette explication à M. Tourneux; les sections perpendiculaires au prépuce montrent nettement l'existence constante, à tous les âges, de la couche basilaire préputiale.

L'invagination glando-préputiale se fait sur le dos et sur les côtés du pénis; il en résulte un sillon demi-circulaire, rétro-glandaire, qui n'occupe que lè dos du pénis et dont les extrémités latérales et inférieures pénètrent dans les replis uréthraux. C'est l'image de la gouttière unguéale, au bout des doigts. Plus tard les extrémités de l'invagination glando-préputiale s'avanceront de plus en plus l'une vers l'autre en décollant la peau des replis uréthraux, mais lorsque ceux-ci se seront soudés sur la ligne médiane, elles n'arriveront point, même chez l'adulte, à séparer complètement la partie médiane et ventrale de la peau, qui persistera sous forme de frein pendant toute la vie.

La fermeture de l'urèthre balanique est indépendante, comme

1. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1889, p. 247 et 260.

nous le verrons plus loin, du rapprochement et de la convergence des extrémités latérales de l'invagination glando-préputiale. En effet celle-ci se produit chez la femme comme chez l'homme, bien que chez elle les replis uréthraux ne se soudent point. Tel est le mécanisme très simple, selon moi, de la formation du prépuce. Aussi, ne puis-je admettre le processus compliqué que décrit M. Tourneux (*loc. cit.*, p. 247 et 260).

« Le bourrelet préputial, dit-il, est interrompu à la face inférieure du gland et sur la ligne médiane par la fissure uréthrale avec les bords de laquelle il se continue. A mesure que la hauteur du prépuce augmente, les deux lèvres de la gouttière uréthrale, et par suite les deux extrémités du croissant préputial, convergent l'une vers l'autre et se fusionnent sur la ligne médiane. Cette soudure débute au niveau de la couronne, puis elle se propage en avant, tandis que la fissure uréthrale qui entaille le bord libre du prépuce se rapproche de l'extrémité du *gland*. La gouttière uréthrale se trouve ainsi convertie en canal : ses deux lèvres réunies et fusionnées sur la ligne médiane constitueront le *frein du prépuce.* »

II. — *Fermeture de l'urèthre dans la portion terminale du pénis.*

Nous avons vu la fermeture de la gouttière urogénitale le long du périnée sur les embryons du deuxième et du début du troisième mois. Elle se continue selon le même mode, d'arrière en avant, sur le corps du pénis.

Il s'agit de savoir comment elle se fait dans la portion terminale du pénis. Les dessins 11 à 16 représentent plusieurs sections transversales (frontales) pratiquées sur la portion libre du pénis d'un embryon humain long de 7 cent. 5 sur 10 cent. 5 (fin du troisième mois de la gestation). La coupe de la figure 11 passe, comme le montre la présence du corps caverneux (*ca*), à une certaine distance du bout du pénis ; c'est en effet la 9e coupe à partir de son sommet. Je n'ai pas figuré les coupes qui précèdent, parce qu'elles ne donnent pas d'autres détails, sauf l'absence du corps caverneux. La gouttière uréthrale est pleine (*gu*), parce qu'elle est comblée par l'épithélium de la face interne des deux replis uréthraux. Cet épithélium est composé de deux couches basilaires et de quelques cellules polyédriques environ à mi-hauteur de la gouttière.

La lame épithéliale est large de 40 μ, sauf au niveau de la partie moyenne où elle présente une partie légèrement renflée, à l'endroit même où passera plus tard le canal uréthral. Le corps

caverneux (*ca*) est entouré d'un tissu péri-caverneux dense qui se prolonge en bas sous forme de deux replis (partie intérieure des replis uréthraux), bien qu'à cette époque on ne puisse pas assigner une limite nette entre le tissu péri-caverneux et les replis uréthraux. Le corps caverneux (*ca*) et la partie interne des deux replis uréthraux (*ru*) sont constitués uniquement par des cellules serrées, sans vaisseaux sanguins. Cet état, rapproché de ce qui est dessiné sur les figures 1 à 6, confirme sur le fœtus humain, les faits que j'ai constatés sur les autres mammifères (*1er Mém.*, p. 197, en note), à savoir que les deux prolongements qui enveloppent la fente génitale ou uréthrale ont même évolution et même structure chez les embryons humains que sur ces quadrupèdes ; en effet, ils présentent également ce tissu dense comparable à celui du gland et des corps caverneux.

La fig. 9 montre en outre que le tissu de la partie dorsale du gland est vasculaire chez les embryons, tandis que celui du corps caverneux et celui qui avoisine l'épithélium de la fente uréthrale est encore privé de vaisseaux. En d'autres termes, on voit que dans la portion libre les replis uréthraux se comportent le long de la fente urogénitale comme les replis génitaux, au deuxième mois, au niveau du périnée. C'est tout simplement la suite des phénomènes évolutifs ; ils se passent au bout du tubercule génital comme ils se sont effectués plus en arrière. Ajoutons que la fente uréthrale est haute de 0 mm. 4.

Sur la fig. 12 (coupe suivante en allant d'avant en arrière) la seule modification consiste dans la forme différente de la gouttière uréthrale : il s'est produit à la partie inférieure une dilatation, remplie de cellules polyédriques ; on y observe même un globe épidermique semblable à ceux qui se présentent plus tard dans l'épithélium glando-préputial.

En examinant le bord inférieur de la lame uréthrale (fig. 12, 13, 14, 15), on voit qu'elle pousse un prolongement vers sa congénère (*pu*), une sorte de lèvre ou de pointe qui a déterminé, d'une part, la dilatation dont je viens de parler et, d'autre part, le rétrécissement ou l'étranglement qu'on remarque vers la partie inférieure de la gouttière uréthrale ; autrement dit, le bord inférieur de l'un des replis uréthraux se rapproche de son congénère. C'est ainsi que se forme, de chaque côté de la ligne médiane, un pli (*pu*). Ceci rappelle les plis cloacaux latéraux divisant le cloaque (comparer les fig. 7, 8,

9, 11, 12, 13, pl. V, *1er Mém.*). Comme sur le lapin (pl. VII, *1er Mém.*) ces plis du bord inférieur sont constitués par des cellules serrées, sans vaisseaux, tandis que vers le fond de la fente uréthrale on voit apparaître quelques capillaires. L'accumulation (*mb*) de cellules épithéliales à noyaux et de figure polyédrique est notable au niveau de la fente génitale; elle résulte évidemment du tassement des cellules épithéliales consécutif à la convergence des replis uréthraux.

En comparant les sections qui se succèdent d'avant en arrière (fig. 11 à 15), on saisit aisément le changement de configuration effectué par la convergence des deux lèvres uréthrales (*pu*) : comme l'indique déjà la fig. 12, on voit à la suite de ce mouvement se produire deux angles latéraux dans la fente uréthrale, qui prend l'aspect d'une étoile à trois branches. A ce moment, on voit des capillaires autour de la fente uréthrale, sauf dans les deux lèvres elles-mêmes (*pu*). Les coupes 13 et 14, bien qu'intermédiaires entre 12 et 15, montrent des lèvres uréthrales plus éloignées l'une de l'autre.

Celles-ci continuent à converger, à arriver au contact et à se souder de la même façon que nous l'avons vu dans la région périnéale de l'embryon plus jeune, et comme cela se passe chez le lapin, le porc à la base du tubercule génital (*1er Mém.*, p. 180, fig. 49 à 54 et fig. 54 à 60). Afin de ne pas multiplier les dessins, je n'ai pas figuré les stades intermédiaires entre les figures 15 et 16 qui sont séparées l'une de l'autre par l'épaisseur de sept coupes.

En définitive, l'épithélium de la fente uréthrale est étranglé dans sa partie inférieure et le tissu mésodermique de l'une des lèvres passe dans l'autre. On constate nettement sur le dessin 16, qui figure les derniers points soudés, que, de chaque côté de la ligne médiane, les éléments mésodermiques ont une direction transversale et forment déjà un pont ou paroi inférieure de l'urèthre, épaisse de 60 μ. En même temps, l'urèthre plein a pris la configuration d'une fente transversale qui se prolonge par une branche verticale vers la face inférieure du corps caverneux.

J'ajoute que l'occlusion de la fente uréthrale a lieu à une certaine distance en arrière du repli préputial sur l'embryon de la fin du troisième mois. Plus en arrière, l'urèthre affecte encore la forme d'une fente verticale dans sa portion dorsale, tandis que la partie inférieure ou branche transversale devient étoilée en raison des nombreuses irrégularités produites probablement par la convergence plus prononcée des deux replis uréthraux.

Le grand axe de la fente uréthrale est vertical à l'époque de la fermeture de cette dernière. Les dessins 4, 5 et 6, qui se rapportent aux embryons longs de 4 centimètres sur 6 centimètres, concordent à cet égard avec les figures annexées au mémoire de M. Tourneux *sur le tubercule génital du fœtus humain* (ce Journal, 1889). Les coupes de la planche X de ce dernier travail et qui intéressent des embryons du deuxième et du début du troisième mois montrent avec la dernière évidence que la fente urogénitale ou uréthrale affecte la même forme de lame verticale que nous avons décrite sur celui de la fin du troisième mois et sur tous les mammifères précédents. Au moment où l'urèthre va se fermer (pl. X, fig. 19, D, du travail cité), les deux replis urogénitaux sont disposés comme sur le porc de 3 centimètres de long (fig. 59 de notre *1er Mém.*), et donnent à la fente uréthrale la figure de losange ouvert en bas; enfin lorsque la suture des deux replis a eu lieu (fig. 19, E, du travail de M. Tourneux), nous sommes en présence d'un losange fermé dont l'angle inférieur a été raccourci par le refoulement de la paroi inférieure de l'urèthre. Comme sur le porc et le lapin, nous voyons que le canal uréthral existe désormais dans cette région, parce que les replis urogénitaux sont assez hauts pour se rejoindre par leur bord inférieur, sans que l'épithélium inclus dans leur circonférence arrive partout au contact.

Le processus se poursuit ainsi d'arrière en avant jusqu'au début du quatrième mois, époque à laquelle il se termine par la formation de la portion glandaire de l'urèthre : je le repète, il est ici le même que chez les autres mammifères. Mes dessins comme les figures de M. Tourneux en font foi (pl. XI, XII, XIII du mémoire cité).

Que devient l'invagination glando-préputiale pendant ce temps? Sur les coupes de l'embryon long de 7 cent. 5 sur 10 cent. 5, nous voyons que le bord antérieur du prépuce, en s'accroissant plus que le gland, arrive à recouvrir ce dernier. Sur la figure 26 qui a trait à un fœtus long de 20 centimètres sur 28 centimètres (sixième mois), le limbe préputial se trouve à l'extrémité du gland. Quant à l'invagination glando-préputiale, on constate sur les coupes (fig. 18, 19) que ses extrémités inférieures ou ventrales continuent à décoller la peau des replis uréthraux, comme elles ont fait du côté dorsal, mais elles s'arrêtent de chaque côté du pont mésodermique ou frein qui est le seul endroit où le revêtement cutané n'a pas été et ne sera jamais séparé, chez l'homme, d'avec le gland.

III. — *Enveloppe des corps caverneux et spongieux. Forme de l'urèthre.*

Dans ce chapitre, je suivrai l'évolution des tissus péri-caverneux et péri-spongieux, d'une part, en arrière du col du pénis, et, d'autre part, au niveau du gland. En même temps, je tâcherai de montrer pour quelles raisons l'urèthre balanique acquiert une forme et un calibre différents, selon les régions de la portion libre du pénis.

En regardant la série des coupes (fig. 17 à 21) qui proviennent d'un fœtus long de 10 centimètres sur 14 centimètres (milieu du quatrième mois), on voit qu'à la partie antérieure du gland (fig. 17 et 18) l'urèthre a conservé la forme losangique que nous avons appris à connaître sur les embryons humains et sur les embryons de mammifères, au moment de la fermeture du canal (comparez fig. 12 à 14 de ce mémoire et fig 59 et 69 du *1er Mém.*).

Plus en arrière (fig. 19), coupe passant par l'extrémité distale du corps caverneux, nous retrouvons les mêmes rapports des parties, sauf la forme différente de la paroi inférieure du canal uréthral. Celle-ci offre un aspect plissé qui, d'après ce que nous savons des embryons plus jeunes, résulte du refoulement de la paroi inférieure de l'urèthre, après la soudure des replis uréthraux.

Tandis que sur les coupes plus distales, les parois de l'urèthre se confondent avec le tissu qui forme la masse du gland, nous constatons, sur la fig. 19, que des deux cornes du corps caverneux partent des tractus conjonctifs (*ecp*) délimitant nettement le corps spongieux (*cp*) d'avec le tissu glandaire proprement dit.

Celui-ci présente, au point de vue vasculaire, deux zones distinctes : l'une, centrale, confine au côté dorsal du corps caverneux et renferme de gros vaisseaux, et, l'autre, périphérique, possède des vaisseaux plus fins, ainsi que des éléments arrondis et plus serrés.

A la face inférieure du gland et de chaque côté de l'urèthre, le tissu glandaire est en continuité de substance avec le tissu mésodermique du prépuce : c'est là le frein (*fr.* fig. 18 et 19).

Remarquons encore que les cornes de l'invagination balano-préputiale (*egp*) arrivent sur ces deux figures au niveau de la paroi inférieure du corps spongieux.

Sur la fig. 20, qui représente la huitième coupe en comp-

tant d'avant en arrière, les cornes de l'épithélium balano-préputial (*egp*) ne descendent plus au delà de la face inférieure du corps caverneux (*ca*). Le corps spongieux (*cp*) se délimite de plus en plus nettement du reste du gland ; son tissu est formé d'éléments cellulaires plus serrés que ce dernier, et montre un grand nombre de capillaires. Ceux-ci sont plus développés et dessinés sur la figure 24 (*Fœtus du 5ᵉ mois*). L'urèthre offre l'aspect d'une étoile à trois branches, bien que le prolongement supérieur (*sg*) l'emporte en longueur sur les autres plis du canal uréthral. Le tissu du prépuce s'insère par suite par une base très large sur celui du gland.

Enfin la fig. 21 représente une coupe qui passe par le niveau tout supérieur du gland où le cul de-sac balano-préputial n'est plus visible que dans la partie tout dorsale de la section. En même temps, nous voyons que le prolongement dorsal du canal de l'urèthre est coupé en travers (*sg*). Le même fait se voit sur fig. 25 et 25 bis.

Plus loin, sur la coupe figurée fig. 22 et passant en arrière du gland, l'urèthre a, sur une section transversale, un aspect franchement étoilé ; ce sont les angles latéraux des plis de la muqueuse qui sont les plus prononcés. Sur cette figure et mieux encore sur les figures du fœtus du 5ᵉ mois (24, 24 bis, 25 et 25 bis) nous pouvons assister déjà aux différenciations qui vont se produire dans le tissu péri-caverneux et péri-spongieux. A la surface du corps caverneux, les éléments cellulaires s'allongent et prennent une direction concentrique à cette partie du pénis pour constituer sa gaine propre ou albuginée, fig. 24 (à la périphérie de *ca*). Autour du corps spongieux, une enveloppe semblable, quoique moins épaisse, se produit : c'est la gaine du corps spongieux (fig. 24, 24 bis, 25, 25 bis, *ecp*). A ce niveau, les artères dorsales (*ad*) ne se trouvent plus placées de chaque côté de la ligne médiane, sur le dos du pénis, mais elles longent les parties latérales du corps caverneux. On constate de plus que derrière le gland, il existe deux veines dorsales qui iront confluer en une seule plus en arrière. Les nerfs dorsaux se trouvent groupés entre les artères et les veines.

Ces différents troncs vasculaires et nerveux sont renfermés avec le corps caverneux et le corps spongieux dans une enveloppe fibreuse commune, le *fascia pénis*. En dehors de celle-ci est le tissu conjonctif lâche qui réunit la peau de la verge aux parties précédentes.

En suivant ces diverses parties du corps du pénis vers le bout du

gland, nous assistons à leurs modifications successives : le corps caverneux persiste en diminuant de dimension jusqu'au frein du prépuce; l'albuginée se confond peu à peu avec le tissu enveloppant. Celui-ci ne laisse plus reconnaître de fascia pénis distinct à partir du col du gland (fig. 16 et 17), bien que les gros vaisseaux continuent à cheminer le long du côté dorsal du corps caverneux. Enfin un tissu dense, à éléments serrés, remplace dans le gland la gaine celluleuse; il est intimement uni au derme du gland.

En résumé, l'évolution nous montre que le corps caverneux et le corps spongieux s'entourent chacun d'une gaine conjonctive spéciale jusque vers leur extrémité glandaire; qu'en arrière du gland, les tissus péri-caverneux et péri-spongieux se différencient en un fascia pénis, en une enveloppe celluleuse et en derme. Au niveau du gland, par contre, les tissus péri-caverneux et péri-spongieux forment une masse dense, vasculaire de bonne heure, qui forme un tout unique depuis le derme jusqu'au bout du corps caverneux.

Le développement nous permet de nous rendre compte de la forme définitive et spéciale qu'affecte l'urèthre balanique chez l'homme. Nous savons qu'au début la fente uréthrale était verticale et que la convergence des replis uréthraux l'avait convertie, sur sa plus grande longueur, en une étoile à trois branches, dont deux sont horizontales et dont la supérieure est verticale. Sur le fœtus de 10 centimètres sur 14 centimètres de long, on voit (fig. 15) que près du méat, l'urèthre a encore la forme d'une fente verticale dont les lèvres sont plus ou moins parallèles, sauf à la partie moyenne où il y a l'indication de deux angles latéraux (fig. 15). A la partie moyenne du frein (fig. 16), la paroi inférieure est presque horizontale et garnie de nombreux plis; le diamètre transversal du canal égale le vertical. La hauteur de ce dernier se trouve surtout augmentée par la présence d'un sillon profond et étroit qui règne sur la paroi supérieure depuis le méat jusqu'à la base du gland. A la partie la plus reculée du gland (fig. 20 et 21), le grand diamètre du canal est franchement transversal; il n'y a plus qu'une paroi supérieure et inférieure, l'une et l'autre creusées de sillons. Sur la plus grande partie de la portion spongieuse, l'urèthre conserve la forme de fente transversale à parois munies de plis et de sillons longitudinaux.

Le développement nous donne la raison de l'aspect losangique ou étoilé et de la forme transversale ou verticale de l'urèthre selon les points considérés de la région spongieuse : qu'il me suffise

de rappeler que la configuration initiale, qui se rencontre chez tous les mammifères (*1er Mém.*), l'homme y compris, est une fissure verticale. A la suite de son occlusion, elle devient losangique, puis étoilée; mais le mouvement de convergence continuant à se faire, la lumière du canal se réduit dans le sens vertical et augmente dans le sens transversal. C'est là la forme de l'urèthre dans la portion libre et pendante jusqu'à la base du gland.

Nous avons insisté à diverses reprises sur ce fait d'évolution que chez les embryons et les fœtus (fig. 19, 20 et 21), la fente verticale de l'urèthre glandaire ou balanique se modifie en ce sens que la commissure inférieure se plisse par la convergence des replis uréthraux à ce niveau. L'urèthre balanique prendra donc la forme d'une fente verticale dans sa portion dorsale, tombant sur une partie élargie du côté ventral. L'élargissement de la portion inférieure de l'urèthre glandaire persistera derrière le méat et formera la dilatation dite *fosse naviculaire*, qui pourra être plus ou moins prononcée, selon que le mouvement de convergence et le plissement de la paroi inférieure s'accentueront plus ou moins.

La forme spéciale de l'urèthre balanique et les particularités qu'il présente méritent d'être examinées en détail, parce que le développement en rend suffisamment compte, ce me semble. En étudiant les coupes frontales du pénis en avant et en arrière du col du gland, on est frappé de la configuration différente que présente la face inférieure ou ventrale du corps caverneux. En arrière du col du gland, cette face ventrale du corps caverneux est plus ou moins plane (fig. 21, 22 et 25); en approchant au contraire du méat, on voit le corps caverneux (fig. 20, 19, 24) prendre de plus en plus la forme d'un croissant. Les deux branches du croissant embrassent l'urèthre et forment ainsi une gorge à concavité inférieure.

J'ajoute que ce tissu qui est, à l'origine, de même nature que le corps caverneux embryonnaire, devient par la suite de moins en moins vasculaire à mesure qu'on approche de l'extrémité terminale du corps caverneux. Aussi cette dernière représente-t-elle une sorte de lame fibreuse, qui occupe l'axe du gland et a été décrite, à tort, comme un *cartilage pénien*. Quoi qu'il en soit, les extrémités du croissant, que figure le corps caverneux glandaire, servent de point d'insertion et d'appui aux faisceaux conjonctifs de la gaine du corps spongieux balanique (fig. 19, 23, *ecp*). Que l'existence de la branche verticale de l'urèthre glandaire soit due à la conformation spéciale

du corps caverneux ou qu'elle reconnaisse une autre cause, elle rappelle en tout cas la fente uréthrale embryonnaire. Ce fait est d'autant plus intéressant, qu'il concorde avec la persistance du frein chez l'homme, car j'ai montré [1] que chez les mammifères quadrupèdes le frein existe pendant la vie embryonnaire et fœtale, mais disparaît plus tard grâce à la convergence et à la réunion des cornes latérales de l'invagination glando-préputiale.

Le développement nous donne ainsi la clé de la formation de la fosse naviculaire. On sait [2] que, chez l'adulte, les uns ont considéré l'existence de la fosse naviculaire comme constante (Malgaigne), tandis que les autres l'ont niée, avec Amussat et Otis. D'autres encore l'ont crue produite par une distension du canal par l'urine, en arrière du point rétréci normalement et peu extensible. Il ne suffit pas d'observer des traces de fosse naviculaire, chez le fœtus et l'enfant, pour donner son existence comme normale et congénitale; bien que Lockwood, cité par Quenu, ait signalé ce fait, il a été nié par Otis, Brown, etc. Il est de toute nécessité de mettre en relief les phénomènes évolutifs qui amènent sa production.

Or l'examen de toutes nos figures (11 à 20) montre que, dès la fermeture de la gouttière uréthrale, dans la région du gland, la portion inférieure du canal balanique présente une étendue transversale notable. Cette configuration ne fait que s'accentuer avec l'âge (fig. 23 à 25), jusqu'au niveau du sinus de Guérin (fig. 28 et 29). Enfin, dès que la branche verticale de l'urèthre balanique a disparu, la portion dilatée de l'urèthre balanique se continue directement avec l'urèthre du corps du pénis (fig. 23 à 25).

Ces faits montrent : 1° que la fosse naviculaire existe dès la fermeture de la gouttière uréthrale; 2° qu'elle est normale et que son existence est intimement liée à l'arrêt de développement dont l'urèthre balanique est le siège chez l'homme.

La forme du méat urinaire représentée d'habitude par une fente verticale est donc celle qui se rapproche le plus de la configuration embryonnaire. En s'éloignant du méat, c'est d'abord la paroi inférieure seule qui se plisse; mais vers la base du gland, les parties supérieures ou dorsales de l'urèthre prennent une direction sem-

1. Retterer, *Comptes rendus, Soc. Biol.*, 18 octobre et 22 novembre 1890.

2. Voy. le résumé de cette question fait par M. Quenu dans « *Urèthre* » p. 7 (*Diction. encyclop. des Sciences médic.*).

blable à celle de la paroi inférieure, de sorte que l'urèthre spongieux représente une fente transversale à plis très nombreux.

Au point de vue du développement le méat à quatre lèvres s'explique aisément. En effet, si les replis uréthraux se soudent jusqu'à leur bord antérieur, l'orifice antérieur ou méat aura la forme d'une fente verticale plus ou moins allongée. Que la soudure cesse à une faible distance du méat, il restera, entre les deux lèvres antérieures des replis uréthraux, une fente verticale ; mais, inférieurement, et en arrière, elle se prolongera en une fente plus ou moins horizontale. De cette façon, cette dernière « sera surmontée « de deux bords unis en arrière et écartés en avant, qui semblent « appartenir à une fente distincte de la première et fort superfi- « cielle ; et l'esquisse au trait de l'orifice uréthral donne assez bien « la figure d'un fer de flèche avec une petite portion de la hampe. « *C'est le méat à quatre lèvres.* » (Malgaigne, *Anat. chirurgicale*, p. 290.)

Un degré de plus, et nous aurons la non-réunion de l'extrémité antérieure des replis uréthraux, au niveau du gland : c'est là l'*hypospadias balanique*, sur lequel je reviendrai dans un travail ultérieur.

IV. — *Valvule et sinus de Guérin.*

L'évolution spéciale de l'urèthre balanique nous permet de nous rendre compte du mode de formation du sinus et de la valvule de Guérin.

A. Guérin [1] croit que la valvule qu'il a découverte n'est que l'exagération normale des petits replis muqueux qu'on observe à l'orifice de toutes les glandules.

Jarjavay [2] dit que c'est une valvule indépendante des lacunes de Morgagni, parce que, dans bien des cas, elle existe seule, sans orifice glandulaire, sans produit de sécrétion dans le cul-de-sac qu'elle limite.

M. Tourneux (*loc. cit.*, p. 246 et 259) pense que le sinus de Guérin, limité en bas par la valvule de ce nom, se développe vers la fin du troisième mois sous forme d'un bourgeon plein, émané du

1. *Gaz. médicale,* 1850, et *Éléments de chirurgie opér.*, p. 525.
2. *Recherches anatomiques sur l'urèthre de l'homme.* p. 25. Paris, 1856.

bord profond de la lame uréthrale au niveau de la base du gland. Au commencement du sixième mois, ce bourgeon se creuse dans sa partie profonde d'une cavité centrale, il se termine par un bouquet de diverticules glandulaires.

Telle n'est pas, à mon avis, la cause déterminante de la formation du sinus de Guérin. En effet, s'il en était ainsi, il existerait des sinus et des valvules au niveau de l'orifice de toutes les glandes uréthrales et spécialement des glandes de Méry, dites de Cowper.

Voici, d'après mes observations, quel est le mode de développement de ce sinus et de sa valvule.

Les coupes du gland de l'embryon long de 7 cent. 5 sur 10 cent. 5 (fig. 11 à 16) montrent que la gouttière uréthrale présente dans sa portion supérieure ou dorsale une branche verticale pleine d'épithélium.

L'urèthre balanique continue à présenter cette branche verticale sur les fœtus du cinquième et sixième mois (fig. 17, 18, 19, 20, 23, 23 bis) dans la portion tout antérieure ou distale du gland. Un peu plus en arrière (fig. 22, 25 et 25 bis) on constate que la paroi supérieure ou dorsale est horizontale et qu'au-dessus d'elle se trouve la section d'un canal (*sg*) à paroi constituée des mêmes éléments que le corps spongieux de l'urèthre.

La figure 26, qui représente une section longitudinale, verticale et médiane du gland d'un fœtus long de 20 centimètres sur 28 centimètres (début du sixième mois) est encore plus démonstrative. En effet, on voit que l'urèthre balanique dont le diamètre vertical est très haut se continue subitement à une certaine distance du méat, et inférieurement, avec l'urèthre proprement dit, et du côté dorsal avec un canal (*sg*) terminé en cul-de-sac. Un prolongement conjonctif (*vg*) en forme de valvule sépare ces deux canaux.

Le prolongement supérieur est plein d'épithélium pavimenteux stratifié.

En examinant enfin le dessin 28, qui représente l'une des coupes comprenant l'urèthre balanique d'un enfant de deux ans, on voit que l'urèthre (*u*) est surmonté de deux canaux qui ont une direction parallèle (*sg*, *sg'*). En suivant vers le méat ces deux diverticules, on les voit s'ouvrir à plein canal dans l'urèthre.

La fig. 29 représente la coupe du point où le diverticule ou sinus inférieur se continue, en le prolongeant en haut (du côté dorsal), avec l'urèthre balanique. Un peu plus en avant, le diver-

ticule supérieur se comporte de la même façon. En un mot, la branche verticale de l'urèthre balanique ne disparaît pas subitement, mais se prolonge en arrière dans un ou deux diverticules, dont la paroi inférieure est séparée de l'urèthre lui-même par un pont mésodermique, qui n'est autre chose que la valvule de Guérin. Constatons un fait de structure intéressant : sur toute la longueur de l'urèthre balanique, qui est revêtu d'un épithélium pavimenteux stratifié reposant sur un chorion muni de papilles, les deux diverticules ou sinus de Guérin sus-jacents (fig. 30), sont également tapissés par un épithélium stratifié (*esg*) et présentant des papilles.

Bien que M. Tourneux note expressément que le sinus de Guérin est tapissé d'un épithélium pavimenteux stratifié, il croit néanmoins que son développement se fait comme celui d'une glande. Oui, le fond de ce diverticule peut souvent pousser un bourgeon épithélial qui donnera lieu à une glande uréthrale, mais le sinus lui-même n'est point l'homologue d'une lacune de Morgagni, ni d'un conduit excréteur.

En effet, les lacunes de Morgagni, comme du reste les conduits excréteurs des glandes uréthrales, sont, chez l'adulte, tapissées d'un épithélium cylindrique et non d'un épithélium pavimenteux stratifié : c'est là le cas du sinus et de la valvule de Guérin.

Si nous rapprochons ces faits de l'arrêt de développement dont l'urèthre balanique est le siège chez l'homme, voici de quelle façon il faut comprendre le mode de formation des sinus de Guérin. Tandis qu'en arrière du gland sur toute la portion du pénis en avant de l'angle prépubien, l'angle supérieur de la fente uréthrale s'efface par le refoulement des angles latéraux et par le rapprochement de la paroi inférieure, nous constatons que, dans la région glandaire, l'angle supérieur de la fente uréthrale persiste. Ses parois latérales se rapprochent seulement dans la portion dorsale, et, en se soudant vers la base de l'angle supérieur de la fente uréthrale, elles séparent de l'urèthre un ou deux culs-de-sac qui sont les sinus de Guérin, s'ouvrant à la partie antérieure de l'urèthre.

La soudure des parois latérales constitue la valvule de Guérin : ce qui montre que les choses se passent bien ainsi, c'est que, outre l'évolution spéciale de l'urèthre à ce niveau, le sinus de Guérin est tapissé du même épithélium pavimenteux stratifié que la région correspondante de l'urèthre, dont le chorion présente des papilles.

Le fond du ou des sinus de Guérin poussera des prolongements

glandulaires, comme l'urèthre dont il n'est qu'un dérivé, mais, suivant l'observation de Jarjavay, il peut en rester privé [1].

V. — *Épithélium glando- ou balano-préputial.*

Après avoir suivi le mode de formation du prépuce et de l'urèthre balanique, nous avons à voir comment le prépuce devient libre vis-à-vis du gland.

Grâce à la croissance plus rapide du prépuce, son bord antérieur recouvre peu à peu toute la surface glandaire, de telle sorte qu'à la fin du quatrième mois il arrive au niveau du sommet de l'organe. On sait que cet allongement du prépuce continue de telle façon que son limbe dépasse le gland en guise de manchon chez les fœtus et les enfants. Le gland n'acquiert qu'après la puberté le degré de développement qui le fait déborder à son tour l'orifice antérieur du prépuce.

L'inspection des figures montre que l'épithélium glando-préputial forme une lame unique, *balano- ou glando-préputiale,* dont nous connaissons la constitution, à savoir : 1° une couche basilaire appliquée sur le gland; 2° une couche basilaire sur la face interne du prépuce, et 3° un certain nombre d'assises de cellules polyédriques ou aplaties qui sont intermédiaires aux deux couches basilaires.

Cependant de bonne heure (fœtus du 6e mois, fig. 26) on aperçoit, du côté du prépuce, des amas de cellules nucléées, disposées concentriquement les unes par rapport aux autres. Schweigger-Seidel [2] les a aperçues et leur a donné le nom de *corps concentriques* ; Tourneux (*loc. cit.*) les appelle les *globes épidermiques.*

Leur signification se rattache à la division de l'épithélium glando-préputial, comme l'a annoncé Schweigger-Seidel, mais la cause prochaine de leur production n'a pas été expliquée jusqu'aujourd'hui.

Voici l'histoire de cette question, qui a été le prélude de toutes les recherches sur le développement du prépuce.

Bokai [3] a le premier appelé l'attention des médecins sur l'adhé-

1. Les urèthres doubles se forment probablement d'après un processus identique à celui qui détermine la production du sinus de Guérin : les replis uréthraux, au lieu de se souder uniquement par leur bord inférieur, convergeraient et s'uniraient par une portion de leur face interne. Mon collègue M. Jalaguier m'a montré, en 1891, un cas remarquable d'urèthre double sur un garçon d'une dizaine d'années dans le service du professeur Lannelongue, à l'hôpital Trousseau.

2. *Archiv. de Virchow,* t. XXXVII, p. 222.

3. *Journal médical* (hongrois), *Orvosi hetilap,* 1860, et *Jahrbuch f. Kinderheilkunde,* Leipzig, 1872.

rence *physiologique* qui existe entre le prépuce et le gland, chez les fœtus à terme et un grand nombre d'enfants, pendant les premiers temps après la naissance. Sur 100 garçons âgés de 5 heures à 6 mois, il a trouvé 22 sujets, chez lesquels le prépuce était totalement agglutiné et adhérent au gland.

Bokai explique ce fait de la manière suivante. Dans les endroits du corps où les surfaces ne sont pas soumises à la dessiccation, les couches superficielles de la peau ne subissent pas la kératinisation, et les cellules *molles* qui se trouvent au contact se soudent; de là l'adhérence du prépuce au gland.

Schweigger-Seidel (*loc. cit.*) a examiné des fœtus et des embryons dont le plus jeune était de cinq mois. Il confirme la *soudure épithéliale* du prépuce au gland et signale l'apparition et la multiplication des *corps concentriques* qui, comme nous l'avons dit, joueraient le principal rôle dans la séparation du prépuce d'avec le gland.

Bokai (*loc. cit.*, 1872) a cherché à expliquer la formation des globes épidermiques; les cellules cylindriques de la couche basilaire du gland s'insinueraient entre les cellules centrales de l'épithélium glando-préputial et deviendraient ainsi, en se multipliant, le centre de formation des corps concentriques. En supposant que cette explication soit vraie, on se demande pourquoi les cellules basilaires de l'épithélium glandaire quitteraient leur place pour se loger au milieu des cellules polyédriques.

Voici ce qu'une observation attentive m'a permis de constater : les corps concentriques ou *globes épidermiques* de M. Tourneux se produisent toujours, comme le montre la figure 27, plus près de la face préputiale que de la surface glandaire. D'autre part, le prépuce forme d'abord un manchon revêtant exactement la surface glandaire; autrement dit, sa surface interne est unie au gland et, par suite, intimement appliquée sur lui. Outre son allongement, on constate que son calibre augmente; en effet, au lieu de présenter une surface lisse et unie, on voit sur la face intérieure du prépuce une série de bourgeons épithéliaux (fig. 26) qui s'enfoncent dans le derme préputial à la façon de bourgeons glandulaires. Ce sont des plis qui résultent de l'extension plus considérable que prend le prépuce relativement à la surface glandaire. A l'angle de ces plis, les cellules épithéliales au lieu de se mettre en lames parallèles à la surface glandaire arrivent de divers côtés à se presser les unes sur

les autres et à se disposer en couches concentriques. Comme le montre la figure 27 (*glo*), ces couches sont composées de cellules aplaties, munies d'un noyau et imbriquées les unes sur les autres comme les écailles d'un bulbe d'oignon. C'est surtout la couche basilaire de l'épithélium préputial qui fournit les éléments aux globes épidermiques. Ceux-ci augmentent de nombre et de volume jusqu'à la fin de la vie fœtale. A la naissance, ou quelque temps après, ces cellules subissent la désagrégation de la même manière que les couches cornées superficielles, dont elles sont les homologues. De cette façon le prépuce se décolle et se sépare de la surface du gland.

En résumé, chez les embryons jeunes, la face interne du prépuce se moule sur la surface du gland dont elle a le calibre, et les cellules épithéliales en regard s'accolent en une couche unique. Plus tard, l'épithélium de la face interne du prépuce subit une augmentation en surface parallèle et consécutive à tout le prépuce ; la face interne du prépuce n'est plus moulée exactement sur le gland, d'où la production de globes épidermiques dans l'intervalle des plis. Enfin, la désagrégation des cellules épithéliales les plus anciennes amène la séparation du prépuce d'avec la surface du gland.

VI. — *Structure des organes génitaux externes embryonnaires.*

A. Squelette pénien embryonnaire. — L'inspection de nos figures montre que le tubercule génital présente : 1° dans sa partie axiale, une masse centrale de tissu dense, non vasculaire, et 2° une traînée semblable moins serrée sur le pourtour de la gouttière uréthrale. Dans ces deux régions, le tissu en question est constitué essentiellement de cellules mésodermiques serrées les unes contre les autres et sans trace de vaisseaux.

Comme sur les autres mammifères (*1er Mém.*, p. 186) le cordon central figure l'ébauche du corps caverneux, tandis que la masse environnant la gouttière uréthrale, puis le canal même de l'urèthre, représentent le corps spongieux embryonnaire.

A. Nicolas a signalé en 1886 (voir *1er Mém.*, p. 190), le corps caverneux non vasculaire de l'embryon humain ; le 25 juin 1887, j'ai annoncé la nature de ce tissu embryonnaire non seulement chez les fœtus humains, mais sur une série d'embryons de mammifères quadrupèdes ; enfin M. Tourneux en 1889 (*loc. cit.*) a confirmé tous ces faits chez l'homme.

Tel est l'historique de la question, comme je l'avais exposé déjà en détail (*1er Mém.*, p. 190). En parcourant l'*Anatomischer Anzeiger* au mois de juillet 1890, c'est-à-dire après la publication de mon Mémoire sur l'*Origine et l'évolution de la région ano-génitale des mammifères* (ce Journal, 1890, p. 126), j'ai eu connaissance d'un travail sur la *structure du tissu érectile embryonnaire.* Ce travail est du professeur F. Eichbaum[1], et le Journal où il a paru se trouve à la Bibliothèque de la Faculté de médecine de Paris.

En lisant ce mémoire d'Eichbaum, paru le 29 février 1888, j'ai vu que cet auteur avait déjà étudié auparavant [2] la structure et le développement du clitoris chez les mammifères domestiques; mais comme les *Archiv f. wissen. u. praktische Thierheilkunde* ne se trouvent ni à la Bibliothèque de la Faculté de médecine, ni à celle du Muséum, j'ai dû attendre le mois d'octobre 1890 pour lire ce dernier travail. C'est grâce à l'obligeance du professeur Kaufmann de 'École d'Alfort que j'ai pu en prendre connaissance.

Je saisis avec empressement l'occasion de rendre hommage aux belles recherches de M. Eichbaum, qui n'a pas eu connaissance des miennes pas plus que je n'ai connu les siennes avant la date précitée. Un résumé rapide montrera non seulement l'indépendance de nos investigations, mais la concordance parfaite de nos résultats, ce dont je suis très heureux.

Après avoir examiné le clitoris d'un fœtus de porc, long de 8 centimètres; celui d'une chèvre, long de 15 centimètres; des fœtus de veau, et enfin des jeunes chiens après la naissance, M. Eichbaum annonce, pour les organes génitaux *femelles*, les faits suivants : « Die Resultate haben ergeben dass bei den untersuchten Thierspecies das corpus cavernosum clitoridis in seiner ersten Anlage aus einem soliden, aus dicht an einander liegenden Embryonalzellen aufgebauten und ganz gefässlosen Strange besteht » (page 26).

A cette même époque (1886), j'étais déjà occupé de l'étude du tissu érectile embryonnaire, mais je portais mon attention sur les embryons et les fœtus où il doit acquérir le maximum de développement, c'est-à-dire sur le type mâle. J'ai communiqué les résultats sommaires, auxquels j'étais arrivé, à la Société de Biologie dans

1. *Untersuchungen über die Entwickelung der Schwellkörper u. der Harnröhre.* (*Deutsche Zeitschrift f. Thiermedicin u. vergleichende Pathologie.* Band XIII.)

2. *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Clitoris der weiblichen Hausthiere.* (*Archiv. f. wissenschaftliche and praktische Thierheilkunde*, 12e volume, 1886.)

le courant de l'année 1887. Mes notes ont paru dans les *Comptes rendus de la Société de Biologie*, qui, on le sait, sont publiés huit jours après chaque séance. A cet effet, il me paraît nécessaire de transcrire textuellement un passage d'une de mes notes communiquée à la séance du 25 juin 1887 :

Sur les fœtus humains, sur ceux de porc, de chien, de chat, de mouton et de cheval, cet organe (le corps caverneux) est nettement délimité des tissus avoisinants et est constitué par un tissu spécial. Ce sont des cellules mésodermiques, arrondies, dont le noyau a 5 à 6 μ et le corps cellulaire un liseré de 1 à 2 μ. Elles sont serrées les unes contre les autres, et rappellent par leur aspect et par leurs propriétés physiques et chimiques les éléments qui forment le périchondre des branches ischio-pubiennes..... Mais le caractère fondamental qui distingue ce futur tissu érectile, c'est l'*absence complète de vaisseaux sanguins*.

En examinant des fœtus plus âgés, on voit ces éléments prendre un aspect fusiforme et étoilé et les capillaires pénétrer dans la masse des corps caverneux. J'ai toujours vu la vascularité débuter dans la racine des corps caverneux et s'étendre de là vers l'extrémité libre du pénis (p. 401).

Le développement du corps spongieux de l'urèthre est analogue à celui des corps caverneux. Nous ajouterons néanmoins que nous avons vu les vaisseaux y apparaître, avant qu'il n'en existe dans les corps caverneux.

En résumé, le tissu qui donnera naissance à l'albuginée et aux lames fibreuses et fibro-musculaires du tissu érectile dans les organes copulateurs naît et s'établit avant les vaisseaux.

Parlant de l'extrémité distale du corps caverneux embryonnaire (séance du 2 juillet 1887, *loc. cit.*, p. 428), j'ai ajouté : « Chez les solipèdes (cheval, âne), les ruminants (bœuf, mouton) et le porc, j'ai vu, dans les jeunes fœtus, les deux corps caverneux se prolonger jusqu'au bout libre du gland, sous la forme d'un cordon impair et médian, soutenant à la manière d'une tigelle le canal de l'urèthre sous-jacent ».

Je répète que ce n'est qu'au mois de février 1888, qu'a paru le travail de M. Eichbaum cité plus haut et concernant la structure du pénis des fœtus *mâles*. Pour montrer combien nos résultats concordent, bien que nos recherches aient été faites d'une façon indépendante et aient porté sur des fœtus d'un âge différent, je suis obligé de citer quelques passages du texte allemand même, parce qu'il me serait impossible de les traduire en français sans employer les propres termes dont je m'étais servi sept mois auparavant.

« Das Corpus cavernosum penis, dit-il (*op. cit.*, p. 412), stellt in seiner primitiven Anlage stets einen soliden, aus dicht aneinander gelagerten embryonalen Zellen aufgebauten Strang dar, welcher weder Gefässe, noch sons-

tige mit Blut erfüllte Räume aufweisst. Die zelligen Elemente dieser Schwellkörperanlage sind zunächst so angeordnet, dass ein Theil derselben concentrisch die übrigen Zellen umgiebt und die Anlage der Albuginea darstellt, während die anderen den von diesen umgebenen Raum in unregelmässiger Weise ausfüllen. Die Veränderungen, welche diese Anlage im weiteren Verlaufe der Entwickelung erfährt, bestehen darin, dass sich die letzterwähnten Zellen zu radiären, aus spindelförmigen Elementen zusammengesetzten Zügen ordnen, welche im allgemeinen von der Peripherie nach den centralen Partien der Schwellkörperanlage hinziehen und sich dort vielfach durchkreuzen. Sie stellen die Anlage der Trabekeln das.

.....Gleichzeitig mit diesen Veränderungen ist auch das Auftreten kleiner arterieller Gefässe zu constatiren. Dieselben sind zuerst an der Wurzel der Penisanlage zu beobachten und verlaufen immer in der Mitte und in longitudinaler Richtung der Schwellkörperanlage.....

Die Bildung der Cavernen beginnt immer zuerst an der Wurzel der Penisanlage und in der Nähe der arteriellen Gefässe und schreitet von hier aus bei der weiteren Entwickelung gegen die Spitze vor..... »

Dans la séance du 2 juillet (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, 8 juillet 1887), j'ai décrit le squelette du gland chez les carnivores de la façon suivante (p. 428) : « Chez les fœtus de carnivores (chien, chat), une tigelle de tissu fibreux embryonnaire continue les corps caverneux jusqu'au bout libre du gland. Vers la base du gland, cette tigelle est nettement bifide, et les injections montrent que, sur les jeunes animaux, l'axe de chaque moitié est constitué par un tissu non vasculaire, composé de cellules arrondies, tandis que la périphérie et la ligne de jonction des deux moitiés sont sillonnées par des capillaires, dont quelques-uns traversent la portion médiane de part en part. Chez le chien, les éléments mésodermiques qui composent cette tigelle élaborent, dès le premier mois après la naissance, de la substance cartilagineuse, à laquelle se substitue le tissu osseux, constituant l'*os pénial*. A l'encontre de divers auteurs qui décrivent chez le chat le développement de l'os pénial comme chez le chien, j'ai constaté que le cordon fibreux persiste plus longtemps chez le chat, que ses éléments prennent une configuration fusiforme ou étoilée et que l'ossification s'y fait, sans que j'aie pu y voir de substance cartilagineuse....

« Nous concluons de ces observations que le squelette embryonnaire des corps caverneux se prolonge dans le corps du gland, chez les foetus des divers mammifères. Chez les uns, il reçoit des dilatations vasculaires et il devient véritable tissu érectile; chez les autres, il évolue en *tissu squelettique*, restant à l'état fibreux pendant toute l'existence ou bien aboutissant à l'état de tissu cartilagineux ou osseux. »

Voici ce que dit, d'autre part, Eichbaum (dans son travail de 1888, *op. cit.*, p. 414), au sujet du chien et du chat : « Die ursprünglich solide Anlage der Schwellkörpers des Penis braucht indessen nicht nothwendig in allen ihren Theilen die geschilderten Umwandlungen durchzumachen. Dieselbe kann sich, wie dies die Verhältnisse beim Hund und Kater lehren, theilweise in ganz anderer Weise umbilden. Bei dem ersteren bildet sich der

grösste Theil der Penisanlage zuerst in Knorpel, später in Knochen um und stellt schliesslich den Ruthenknochen dar, während die ursprüngliche Anlage der Albuginea das Perichondrium, bezw. das Periost bildet. Nur der caudale Theil der Penisanlage erfährt die vorher beschriebenen Veränderungen. »

En résumé, la publication de mes recherches sur le *type mâle* est antérieure de plus de sept mois à celle d'Eichbaum; mais ce dernier auteur avait déjà décrit des faits semblables sur le clitoris des mammifères femelles.

En tout cas, les citations précédentes, quoique un peu longues, me semblaient nécessaires non seulement pour établir les droits de chacun de nous deux, mais surtout pour montrer que les conclusions de l'un sont semblables à celles de l'autre, ce qui paraît être la meilleure preuve en faveur de la réalité des faits annoncés.

B. Vascularisation des organes génitaux externes. — Les vaisseaux apparaissent dans l'éminence, puis dans le tubercule génital de l'embryon humain, de la base vers le sommet, et n'existent d'abord que dans le tissu péri-caverneux et péri-spongieux. Ensuite, le tissu spongieux est envahi de la base vers le sommet par les réseaux vasculaires. C'est en dernier lieu et bien plus tard que le corps caverneux lui-même se vascularise.

Ces faits sont très simples et sont les mêmes que ceux que j'ai décrits chez les embryons des autres mammifères (*1er Mém.*). Je ne m'y arrêterais pas davantage, si je ne croyais devoir appeler l'attention sur l'époque de la vascularisation et l'origine des vaisseaux du bout terminal du tubercule génital. L'extrémité de ce dernier reçoit les branches terminales des artères dorsales du pénis à une époque où le gland n'est pas encore différencié du corps de l'organe par la production de l'invagination glando-préputiale. On voit sur les figures 7 et 9 qu'en pénétrant dans le gland, les artérioles s'épanouissent dans sa partie centrale et y forment un réseau à mailles serrées, d'où partent des capillaires rayonnant vers la surface du gland.

Le développement nous permet donc d'affirmer que la partie dorsale et la coque périphérique du gland reçoivent, de très bonne heure, *avant* les corps spongieux et caverneux, les vaisseaux des branches terminales des artères dorsales.

D'autre part, les figures 23, 23 *bis*, 24, 24 *bis*, 25 et 25 *bis* qui représentent des coupes transversales du gland d'un fœtus vers la fin du cinquième mois nous montrent les faits suivants : vers la base

du gland (fig. 25 et 25 *bis*), les artères dorsales ont sous leur dépendance la vascularité de toute la coque périphérique de l'organe, aussi bien du côté dorsal que sur les parties latérales et le côté ventral.

Le corps spongieux de l'urèthre balanique reçoit au contraire ses vaisseaux des artères uréthrales, et les deux départements vasculaires sont séparés l'un de l'autre par la gaine conjonctive (*ecp*) du corps spongieux. En approchant du méat urinaire (fig. 24, 24 *bis*), on observe la même relation. Plus en avant encore (fig. 23 et 23 *bis*), on voit le corps spongieux s'amincir, bien qu'il présente une gaine conjonctive encore très nette. Enfin au niveau du méat, le corps spongieux se confond avec le tissu du gland et les deux systèmes vasculaires confluent en un seul. La section longitudinale et médiane (fig. 26) confirme les faits observés sur les coupes transversales : on voit, en effet, le système vasculaire du corps spongieux (*cp*) entouré jusque près du méat par la gaine conjonctive propre, qui la sépare *plus ou moins* du système vasculaire qui dépend des artères dorsales [1].

Je dis *plus ou moins*, parce que les coupes transversales montrent de distance en distance des branches provenant des artères dorsales et allant traverser la gaine du corps spongieux pour communiquer avec le système vasculaire de ce dernier. L'évolution rend parfaitement compte de ce fait.

Les replis uréthraux n'étant, en effet, que des dépendances du tissu péri-caverneux de la portion libre du pénis, le développement nous fait concevoir que les artères dorsales continuent à ce niveau à envoyer des branches à la gaine vasculaire de l'urèthre. C'est ce qu'a montré depuis longtemps le professeur Sappey [2], lorsqu'il dit : « La dorsale fournit, dans son trajet, depuis la racine des corps caverneux jusqu'au gland, une série de six à huit branches, très grêles, demi-circulaires, qui contourent le corps caverneux et qui se rendent dans la partie du corps spongieux où elles se divisent alors en rameaux extérieurs et postérieurs; ceux-ci s'anastomosant par leurs extrémités forment à droite et à gauche un petit tronc artériel supplémentaire. Le mode de ramescence et de terminaison de ces troncs ne diffère pas de celui des artères bulbeuses. »

Ces faits de développement et de structure méritent d'autant plus d'être mis en relief, qu'on voit un grand nombre d'auteurs répéter

1. La comparaison des fig. 16 à 19, puis des fig. 23 à 25 montre nettement que le corps spongieux diminue de calibre et s'effile en allant de la base vers le bout du gland.
2. *Anat. descriptive,* t. IV, 4[e] éd., p. 499.

encore avec Kobelt[1] : « Le parenchyme du gland est constitué par un lacis veineux excessivement riche en innombrables anastomoses... Ces houppes veineuses sont l'épanouissement et la continuation la plus fine des veines plus considérables du corps spongieux de l'urèthre. »

Nous concluons donc de la façon suivante : les artères dorsales fournissent non seulement des vaisseaux au gland lui-même, mais une série de branches à la partie antérieure du corps spongieux et au prépuce. Ce fait s'explique aisément, puisque les replis uréthraux ne sont que des dérivés du tissu péri-caverneux et que le prépuce est une partie décollée du revêtement cutané.

Ces phénomènes de développement rendent compte des relations vasculaires entre le gland et le corps spongieux. Je signale en passant le développement précoce des veines (*vi*) situées entre le corps caverneux et le corps spongieux (fig. 24, 24 *bis*, 25 et 25 *bis*) et formant un plexus veineux décrit par Kobelt et Jarjavay chez l'adulte.

Je n'ai pas à aborder la façon dont se fait l'apport et la rétention du sang dans le gland pendant l'érection, ni à discuter l'opinion, erronée selon moi, de Kobelt (*loc. cit.*), quand il écrit :

« Quoi qu'il en soit, ce ne sont pas ces *artères* (les dorsales), mais les veines du bulbe et du corps spongieux du canal de l'urèthre, qui fournissent principalement le sang au gland pendant l'érection »...

Qu'il me suffise d'insister sur les phénomènes évolutifs dominants : le gland est la partie terminale de la verge, recevant ses vaisseaux, d'une part des branches terminales des artères dorsales pour toute la portion dorsale et la coque périphérique. Quant au corps spongieux de l'urèthre balanique, il continue à être séparé par sa gaine conjonctive d'avec le tissu vasculaire périphérique, jusque près du méat. Sauf quelques anastomoses, ce n'est qu'au bout du gland que les deux systèmes vasculaires (dépendant de l'artère dorsale et bulbeuse) communiquent largement et se confondent en un seul réseau.

VII. — *Urèthre pénien et balanique. — Prépuce.*

Après la description des faits embryologiques précédents, il convient de les comparer point par point à ceux qui sont rapportés

1. *De l'appareil du sens génital*, trad. Kaula, 1851, p. 7.

par les auteurs sur le même sujet et d'opposer mes résultats à leurs conclusions.

a. Origine de l'épithélium uréthral et de la gouttière uréthrale.

Dans le *1er Mém.*, p. 192, j'ai déjà montré que sur le lapin, le mouton et le porc, l'épithélium du sillon urogénital dérive de l'ectoderme qui recouvre d'abord la face inférieure du repli génital, puis la face interne des replis uréthraux. Les figures 1 à 6 montrent que, chez l'homme, il en est de même. Il ne provient ni du cloaque ni du sinus urogénital, ni de la région anale; il se forme et se multiplie sur place et est d'origine ectodermique. Je n'y reviendrais plus si M. Debierre ne reprenait les données de Tourneux et ne disait : « Sur la face inférieure (de l'éminence génitale) se prolonge le bouchon cloacal sous forme d'une lame épithéliale, *lame urogénitale* ou *uréthrale* qui prolonge ainsi à l'extérieur l'épithélium du sinus urogénital [1]. »

Chez l'homme, comme chez le lapin et le porc, ainsi que je l'ai décrit dans mon premier mémoire, la croissance des bords ventraux du tissu péri-caverneux produit les deux replis uréthraux qui délimitent ainsi à la face inférieure du périnée, puis à la face ventrale du pénis une gouttière, le sillon urogénital ou uréthral. En même temps l'épithélium qui les tapisse se multiplie, de sorte que l'épithélium de la gouttière uréthrale et plus tard l'épithélium de l'urèthre ne provient nullement du cloaque, mais se forme sur place et dérive de la face inférieure même de l'éminence génitale.

La crainte d'innover m'a fait conserver dans mon premier mémoire l'expression de lame urogénitale ou uréthrale pour désigner l'épithélium qui tapisse la face interne ou médiane des replis génitaux, puis uréthraux. Cependant j'ai fait suffisamment ressortir (p. 192) ce fait capital, c'est qu'il est de provenance ectodermique et dérive de l'épithélium même qui tapisse à l'origine la face inférieure de l'éminence cloacale. Chaque repli uréthral, en s'allongeant, accole la couche épithéliale de sa face interne à celle de son congénère; de là vient que la gouttière uréthrale est remplie par une lame épithéliale pleine. Plus tard en convergeant en bas les replis augmentent à ce niveau l'amas épithélial, et après leur soudure il persiste pendant quelque temps un urèthre plein.

1. *Traité élémentaire de l'anatomie de l'homme,* t. II, p. 704. F. Alcan, 1890.

b. Formation de l'urèthre balanique. — Le fait de l'urèthre *plein* dans la région balanique a donné lieu à diverses hypothèses sur la formation de la portion balanique de l'urèthre. Les premiers observateurs s'étant exclusivement adressés aux fœtus humains, ont trouvé au niveau du gland un cordon épithélial plein, dont ils ont expliqué diversement le rôle dans la formation de la partie terminale de l'urèthre.

Schweigger-Seidel [1] avait déjà remarqué sur les embryons humains que le méat urinaire est fermé à sa partie antérieure par un bouchon cellulaire, une sorte de soupape. Il a constaté ce fait sur un embryon de cinq mois et il figure cette particularité. Il se demande si c'est normal ou accidentel. Il cite quelques cas signalés par Bokai, qui a constaté sur des enfants nouveau-nés l'existence d'une fine membrane fermant le méat urinaire. Il se demande si cette membrane est simplement épithéliale ou si d'autres tissus contribuent à la former.

E. Rose [2] avait décrit vers la même époque un mode de formation spécial de la portion glandaire de l'urèthre : il se produirait au bout distal du pénis une invagination du feuillet corné, traversant d'arrière en avant le gland pour se mettre secondairement en rapport avec l'urèthre primitif.

Dans une première manière de voir, M. Tourneux [3] expliquait l'origine du méat urinaire de la façon suivante : « La gouttière uréthrale ne se prolongerait pas, en effet, à la face inférieure du gland, mais la lame épithéliale (qui la continue dans cet organe) se creuse dans la profondeur d'un canal, tandis que les bords inférieurs se soudent; ce canal est en communication avec le fond de la gouttière uréthrale, qui devient le canal de l'urèthre et la portion spongieuse du corps ».

Dans le mémoire si souvent cité (1889, p. 244), M. Tourneux insiste sur la présence d'un amas épithélial à la face inférieure du gland d'un fœtus âgé de trois mois : c'est là le *mur épithélial du gland* ou *rempart balanique*. Il tirerait son origine de la lame uréthrale qui répond au gland et qui bourgeonne au dehors pour former à la face inférieure de cet organe une crête longitudinale, située dans le prolongement de la gouttière uréthrale et se terminant par une sorte de houppe saillante plus élevée.

A l'encontre de Rose, M. Tourneux avance que la fente uréthrale, réduite à un léger orifice avoisinant la base du gland, se prolonge en avant par une gouttière creusée dans le bord libre du mur épithélial. Cette gouttière balanique ne s'avance pas d'emblée jusqu'à l'extrémité du gland, mais elle progresse graduellement, au fur et à mesure qu'elle se ferme en arrière, pour constituer la portion balanique du canal de l'urèthre.

1. *Archives de Virchow*, t. XXXVII, p. 222, 1866.
2. *Monatlich. f. Geburtskunde u. Frauenkrankheiten*, Bd. 25, p. 425. Berlin, 1865.
3. Debierre, *Développement de la vessie, de la prostate et de l'urèthre. Thèse d'agrégation.* Paris, 1883, p. 68.

Il m'est impossible d'accepter ce processus si compliqué de la formation de la portion glandaire de l'urèthre; ma description (p. 235 *et suivantes*) et l'inspection des figures annexées à ce travail sont suffisantes pour convaincre amplement de ce fait, à savoir que l'urèthre se développe et se ferme partout d'après le même processus. Elles expliquent également l'origine de l'amas épithélial qu'on observe dans la portion glandaire de la gouttière urogénitale. (Voy. p. 237.)

Je fais une première remarque à ce sujet : qu'on veuille bien réfléchir à ce que : 1° la gouttière uréthrale est encore ouverte sur des fœtus humains dans le cours du troisième mois; 2° à cette époque non seulement l'épithélium du gland, mais celui qui forme le revêtement des organes génitaux externes et dont l'épithélium de la gouttière uréthrale n'est qu'un dérivé, a acquis une épaisseur notable. Si tous ces faits sont bien présents à la mémoire, il me suffit de rappeler que la gouttière se ferme ici, comme sur la longueur de l'urèthre, et que par suite il y aura convergence et accolement de deux lames épithéliales formées de nombreuses assises cellulaires : de là une sorte de bourrelet épithélial, semblable à celui qui existe au niveau de l'orifice extérieur du cloaque et de la région anale.

La formation et la fermeture de la portion balanique de l'urèthre rentrent donc dans le processus général de l'occlusion de la fente urogénitale, puis uréthrale.

c. Formation du prépuce.

Roux [1] se borne à dire en parlant du prépuce qu'il fait suite à l'enveloppe tégumenteuse de la verge, mais qu'il en diffère en ce qu'il n'est qu'appliqué sur le gland; que d'ailleurs il résulte de deux couches membraneuses, l'une extérieure cutanée, l'autre intérieure, muqueuse, séparées par du tissu cellulaire. Pour former la première, la peau de la verge se prolonge jusqu'au sommet du gland et se termine par une ouverture plus ou moins grande, suivant les sujets..... Le contour de cette ouverture est le lieu d'origine de la membrane muqueuse. Celle-ci se porte en arrière, tapisse la surface externe de la couche précédente jusqu'un peu au delà du gland; ensuite elle se réfléchit sur ce dernier en formant derrière la couronne un petit cul-de-sac appliqué sur le corps caverneux, dont une partie est en conséquence recouverte par cette membrane....

Cette description est remarquable à divers égards : bien que Roux ne prononce pas le terme de rétrécissement ou de col du

1. Bichat, *Traité d'anat. descriptive,* t. V, p. 228, 1818.

pénis, il a constaté qu'à ce niveau le cul-de-sac préputial parvient jusque sur le corps caverneux.

Malgaigne [1] fait également observer que le tégument interne du prépuce se replie au delà de la couronne du gland, tapisse les corps caverneux dans l'étendue d'une à quatre ou six lignes, etc.

Plus tard, Cruveilhier, par exemple, sans avoir examiné le développement même du prépuce, s'exprimait ainsi : « Voici de quelle manière on peut concevoir sa formation ».

Et cependant ils ne font, à l'exemple de Bichat, que suivre la réflexion du feuillet externe et sa continuité avec le feuillet interne. C'est ultérieurement qu'on a tâché de voir son origine sur les fœtus; mais le mode de développement qu'on a décrit jusqu'aujourd'hui ressemble énormément, quant au fond, à la description précédente. C'est une sorte de repli circulaire qui se formerait derrière le gland et qui en s'allongeant va recouvrir ce dernier. Mais personne, que je sache, n'a essayé d'expliquer l'origine du col du gland.

Schweigger (*loc. cit.*) a, le premier, cherché à voir sur les embryons quel est le mode de formation du prépuce : à cet effet, dit-il, on voit s'élever sur le bord postérieur du gland un pli cutané qui s'avance sur le gland et le recouvre peu à peu d'arrière en avant. Pendant que ceci se passe, l'épithélium de la face interne de ce pli reste intimement soudé à celui de la face externe du gland. Ce n'est que plus tard qu'a lieu la séparation des deux couches épithéliales.

V. Colucci [2] a examiné trois pénis, provenant l'un d'un enfant mort trois jours après la naissance, le second d'un fœtus à terme mort-né et le troisième d'un fœtus de six mois; le premier et le troisième avaient un prépuce pourvu d'un orifice; le deuxième l'avait imperforé.

Il a trouvé deux couches génératrices pour l'épithélium balano-préputial. Il ajoute que sur les jeunes ruminants, sur les fœtus de mouton, de veau et de porc, il a observé un développement semblable. Il conclut de ces faits que le prépuce qui recouvre le gland n'est pas formé d'un repli cutané existant sur les côtés du sillon urogénital du fœtus, et se portent en avant en croissant, comme les physiologistes l'ont admis; mais au contraire il se développe dans la papille sexuelle. Cette dernière, c'est-à-dire le tubercule génital, est constituée par des cellules embryonnaires et sa surface est limitée par une seule couche épithéliale. Avec les progrès du développement, les cellules embryonnaires (conjonctives) du tubercule génital se différencieraient, en dedans de l'épithélium superficiel, de façon à produire les deux couches génératrices de l'épithélium glando-préputial. *Prepuzio si sviluppa nella papilla sessuale.* L'épithélium glando-préputial est un dérivé des cellules mésodermiques et ne provient pas de l'ectoderme.

1. *Anat. chirurgic.*, t. II, p. 269, 1838.
2. *Alcune observationi sulla fimosi congenita dei nei neonati della specie umana* (*Rivista clinica di Bologna,* 1872, Marzo, p. 80).

E. Klebs[1] est d'avis que la réunion du prépuce au gland, que l'on observe sur les enfants tout jeunes, doit être imputée moins à une soudure qu'à une séparation ou clivage incomplet. Il émet des doutes sur une fusion de deux surfaces épithéliales se faisant de telle sorte qu'il n'existe plus de ligne de démarcation entre elles. Les sections longitudinales et transversales pratiquées sur le gland d'un fœtus âgé de trois mois montrent, dit Klebs, une ligne épithéliale qui existe déjà tout autour du pénis et a une direction parallèle à sa surface : la situation plus profonde de l'extrémité postérieure de cette couche épithéliale fait déjà reconnaître la forme du gland futur. Cependant cette couche épithéliale est plus mince qu'au cinquième mois; elle est formée de deux assises de cellules cylindriques séparées l'une de l'autre par une épaisseur de deux à cinq rangées de cellules épithéliales aplaties. L'orifice du prépuce est encore en forme de fente et dirigé en bas ; il est comblé par des amas de cellules épithéliales.

Klebs a entrevu une partie de la réalité, parce qu'il admet la pénétration de l'épithélium superficiel; mais n'ayant pas examiné des embryons assez jeunes, il a cru à la pénétration du bourgeon, depuis le bout distal du gland jusqu'au niveau du cul-de-sac postérieur du prépuce. Autrement dit, il n'a pas vu que l'invagination glando-préputiale se forme à une certaine distance du bout du pénis et qu'elle décolle seulement la partie qui correspondra plus tard au col du gland.

Tourneux (*loc. cit.*, 1889, p. 247 et 260) a fait une étude plus attentive de la membrane épithéliale commune qui unit le gland à la face interne du prépuce. Voici comment il comprend le cheminement et l'accroissement du bourrelet mésodermique annulaire (prépuce) qui s'élève progressivement de la base au sommet du gland : « Le soulèvement mésodermique, qui représente le bourrelet préputial, enfonce son bord distal tranchant dans l'épaisseur de cet épithélium et cheminant progressivement de la base au sommet du gland, le décompose en deux lames, l'une profonde interposée au gland et au prépuce (épithélium balano-préputial), l'autre qui tapisse la face cutanée du prépuce. Ce mode de développement nous explique pourquoi la face externe de l'épithélium commun n'est pas limitée, du moins à l'origine, par une couche de cellules cylindriques ou cubiques analogues à celles qui se trouvent en contact avec la surface du gland. Parfois même, il n'existe en ce point aucune délimitation appréciable entre les éléments épithéliaux et les cellules du feuillet moyen qui semblent avoir chevauché les uns sur les autres.....

...Ce n'est que progressivement et à partir de la couronne qu'on voit se former à la face externe de cet épithélium une couche basilaire dont les éléments augmentent peu à peu d'épaisseur. Cette modification ou substitution épithéliale s'opère du quatrième au sixième mois lunaire. »

En somme, Schweigger-Seidel et Tourneux n'ont vu que l'allongement de l'ébauche préputiale. Leur opinion sur la formation du

1. *Handbuch der path. anat.*, Bd. I, 2e abth., p. 1140, 1876.

prépuce est généralement adoptée dans les traités classiques. Il est au moins surprenant qu'aucun auteur ne se demande en vertu de quel phénomène le revêtement cutané se met subitement à *se soulever* et comment il se creuse un sillon demi-circulaire devant ce repli.

Colucci est tombé dans l'erreur en admettant que l'épithélium glando-préputial dérive d'une différenciation des cellules conjonctives. Klebs enfin a cru à un décollement de toute l'étendue de la surface glandaire, tandis qu'il n'existe qu'au niveau du col.

Tels sont les résultats des auteurs qui se sont occupés du développement du prépuce. Comme conclusion à cette revue critique, je mettrai le résumé de mes propres observations, dont les détails sont rapportés plus haut (p. 229 *et suivantes*).

A 1 millimètre environ du bout du pénis se fait une invagination épithéliale qui pénètre dans le tissu mésodermique. La délimitation du gland se fait ainsi sur le dos et sur les côtés de l'organe par un bourgeonnement de l'ectoderme affectant la forme d'une nappe en croissant; il se creuse ainsi un sillon demi-circulaire ou rétro-glandaire. Le fond de l'invagination glando-préputiale, après être parvenu près du fascia pénis, continue à s'accroître dans le sens antéro-postérieur, de façon à présenter l'étendue notable d'un demi-millimètre déjà sur le fœtus de 9 centimètres sur 13 centimètres (milieu du 4e mois). Le fond laisse ainsi distinguer un angle antérieur et un angle postérieur : la surface comprise entre ces deux angles du fond constitue le rétrécissement ou *col* du pénis.

L'angle antérieur du fond de l'invagination, en s'enfonçant dans le tissu glandaire taille, pour ainsi dire, et produit un relief circulaire dans la base du gland : c'est là le mode de formation de la *couronne glandaire* ou *balanique*. L'angle postérieur du même fond pénètre entre le tissu sous-cutané du pénis et le fascia pénis et sépare ainsi du corps de l'organe un lambeau cutané, l'*ébauche préputiale*. Celle-ci existe par conséquent sur les fœtus du milieu du troisième mois, avant qu'on observe un soulèvement de la peau. Une autre preuve nous en est fournie par la configuration de l'organe pénien; en effet, le diamètre transversal du pénis est le même, en avant et en arrière de l'invagination glando-préputiale, sur les embryons âgés de trois mois et demi.

Ce n'est que vers la fin du troisième mois que l'ébauche préputiale, en s'allongeant, déborde la couronne du gland et va recouvrir

peu à peu la surface balanique d'arrière en avant. Il convient de noter néanmoins que ce soulèvement du repli cutané n'est qu'un phénomène consécutif à la production de l'invagination glando-préputiale. Pendant que ce processus s'observe sur les côtés et sur le dos du gland, les replis uréthraux convergent l'un vers l'autre à sa face inférieure, se soudent et constituent l'urèthre balanique de la même façon que sur tout le reste de l'organe. En même temps les extrémités latérales de l'invagination épithéliale bourgeonnent du côté ventral du pénis; elles contournent le corps spongieux en décollant la peau, en se dirigeant obliquement en bas et en avant, et, en se maintenant dans le tissu conjonctif sous-cutané, de sorte que le sillon rétro-glandaire décrit une circonférence à peu près complète, sauf le pont de substance mésodermique qui continuera pendant toute la vie à relier le prépuce au corps spongieux (*frein du prépuce*). En ce point seulement l'invagination glando-préputiale n'entaille et ne coupe ni le derme ni le tissu cellulaire sous-cutané.

En résumé, le gland se différencie du corps du pénis par la production d'une invagination épithéliale, qui, en s'enfonçant dans le derme et le tissu sous-cutané, creuse le sillon rétro-glandaire. De cette façon elle interrompt la continuité des couches cutanée et sous-cutanée du pénis avec celles du gland, sur toute l'étendue du sillon coronaire. La délimitation de la surface glandaire se fait d'après un processus qui rappelle la formation du champ unguéal au bout des doigts; l'ébauche préputiale prend son origine de la même façon que le repli sus-unguéal.

VIII. — *Valeur morphologique du gland.*

Les faits évolutifs que j'ai décrits dans la verge, en arrière et en avant du col du pénis, nous mettent à même de concevoir ce qu'est le gland.

Voyons d'abord les données des auteurs à cet égard.

Les anciens décrivaient à la verge trois parties principales : les deux corps caverneux et le corps spongieux de l'urètre. Quant à ce qui concerne le renflement antérieur du pénis ou gland, on trouve dans les *Œuvres* de Ruysch [1] l'opinion des anatomistes des XVIe et XVIIe siècles.

Plus récemment, Jarjavay [2] a essayé de résumer les diverses opinions que

1. *Opera omnia*, C. t. I, p. 93. Amsterdam, 1737.
2. *Recherches anatomiques sur l'urèthre de l'homme*, p. 69. Paris, 1856.

les anciens anatomistes se faisaient du gland : « Avant les injections de Ruysch, dit-il, ce renflement était généralement considéré comme une masse charnue d'une exquise sensibilité ou comme un prolongement spongieux des corps caverneux. A la première opinion se rattachent les noms de Van Horne, de Veslingius, de Cabrol, de Thomas, de Bartholin, de Vésale, de Graaf; à la seconde, ceux d'Adrien Spigel et de Columbo.

Mais si on lit les expressions mêmes des auteurs du XVIe et du XVIIe siècle et qui sont rapportées, textuellement pour la plupart, dans les œuvres de Ruysch, on trouve que leurs opinions sont sensiblement différentes que celles que leur attribue Jarjavay.

Dans la première moitié du XVIe *siècle*, Vésale enseigna que la substance charnue du gland naît de la portion antérieure et effilée des corps caverneux. Colombo dit de même que les corps caverneux s'implantent par leur bout sur le gland, qui est moins dur que le reste du pénis.

Dans la deuxième moitié du XVIe *siècle*, Cabrol s'occupa de la nature du gland et trouva que sa substance est différente de la chair des muscles et de celle des glandes.

Dans la première moitié du XVIIe *siècle*, Veslingius dit que le gland est formé d'une chaire molle et flasque et douée d'une sensibilité exquise. Spigel avance que le gland est la partie terminale du pénis et naît des deux corps caverneux, mais qu'il est formé d'une substance plus ferme que celle de la verge.

Dans la deuxième partie du XVIIe *siècle*, nous avons à citer Van Horne, qui se rangea à l'opinion de Veslingius; puis Blasius, qui trouva que le gland surmonte le pénis comme la tête surmonte le cou, et enfin Bartholin qui adopta l'opinion de Spigel.

Regnier de Graaf [1] décrivit le gland comme une partie distincte des corps caverneux et du corps spongieux. En parlant du corps spongieux, il dit que son extrémité antérieure s'atténue et devient de plus en plus grêle jusqu'à ce qu'elle disparaisse dans le gland.

Puis vinrent les recherches de Ruysch (*loc. cit.*), très bien résumées par Jarjavay. « Les recherches de l'anatomiste de Leyde marquèrent une nouvelle époque : il poussa la matière à injection par le bulbe et la partie extérieure du gland devint turgide. L'intérieur ne se gonfla pas, mais cette partie intérieure était la pointe des corps caverneux. Il fit la contre-épreuve en lavant les corps caverneux qu'il insuffla. Le gland ne devint turgide que dans sa partie profonde, son écorce resta flasque. Dès lors, il lui fut démontré que le gland continuait, dans sa partie profonde, la substance spongieuse des corps caverneux, et dans sa partie extérieure celle de l'urètre. »

L'opinion de Ruysch est donc celle-ci : la partie profonde du gland est constituée par les deux corps caverneux et son écorce est formée par le prolongement du corps spongieux de l'urètre. L'index de l'édition citée

1. *Regneri de Graaf Opera omnia*. Amsterdam, 1705. *De virorum organis*, etc., p. 76 et suivantes.

exprime très bien l'opinion de Ruysch : *glans constat ex tribus corporibus nerveo-spongiosis.*

La formule ruyschienne fut universellement adoptée, bien que subissant avec le temps une interprétation qui en altéra le sens primitif. « Si l'on comprend sous le nom de gland, dit Duverney [1], ce qui s'étend depuis la couronne jusqu'à la pointe, tant en dehors qu'en dedans, on peut dire qu'il est composé non seulement du corps spongieux de l'urèthre, mais encore des extrémités des corps caverneux; cela est si vrai qu'on ne peut les séparer l'un de l'autre et les gonfler chacun à part... » Mais plus loin, Duverney (*loc. cit., Observ. diverses*, p. 560) s'exprime déjà d'une manière différente. « Ce qu'on appelle le gland n'appartient pas aux deux corps caverneux ; ce n'est qu'une dilatation et un épanouissement de la substance spongieuse de l'urèthre, recourbée et retroussée sur les deux pointes coniques du corps caverneux qui viennent s'y terminer et s'y appuyer sans autre communication. C'est à l'illustre M. Ruysch qu'on est redevable de cette description du gland... »

Les livres d'anatomie du XIXe siècle se bornent tout simplement à dire que le gland est le renflement antérieur du corps spongieux, tout comme le bulbe en est le renflement postérieur. Telle est la formule à peine modifiée qu'on trouve dans les anatomies de Bichat, Cruveilhier, Sappey, Krause, Gegenbaur, Debierre, pour ne citer que les traités courants.

On avait cependant constaté des faits contradictoires. Roux, dans les *Œuvres* de Bichat [2], par exemple, signale les communications vasculaires entre le gland et le corps caverneux. « L'extrémité qui termine le corps caverneux est arrondie, assez étroitement unie à la base du gland qu'elle supporte, et percée d'ouvertures pour les communications vasculaires, etc. »

Cuvier [3] n'est pas trop convaincu de la théorie de Ruysch, bien qu'il l'accepte, au conditionnel il est vrai : « lorsqu'on examine sa composition (celle du gland), on voit qu'elle est formée d'un tissu extrêmement fin et serré de vaisseaux sanguins, qui ne semblent qu'une extension de l'enveloppe vasculaire de l'urèthre, qui se serait en quelque sorte repliée, particulièrement en dessus, autour de l'extrémité du corps caverneux ».

L'opinion de Malgaigne [4] est plus nette dans ce sens : à ses yeux, le gland n'est que la continuation *apparente* du bulbe de l'urètre.

La conception ruyschienne repose essentiellement sur le procédé des injections vasculaires. Jarjavay se pose la question suivante : comment la partie antérieure de l'urètre se continue-t-elle avec la substance du gland? Il reproche à Ruysch d'avoir négligé le secours du scalpel et de s'être servi du procédé exclusif des injections. Il pense démontrer, le scalpel à la main, le mécanisme de la formation du gland.

« A un centimètre environ de ce renflement (gland), dit Jarjavay (*op. cit.*, p. 66), le *rete mirabile* (du corps spongieux) se sépare, sur la ligne

1. *Œuvres anatomiques*, t. II, p. 298. Paris, 1761.
2. *Anatom. descript.*, t. V, p. 211 et 227.
3. *Anatomie comparée*, t. VIII, p. 217.
4. *Anatomie chirurgicale*, t. II, p. 268. Paris, 1838.

médiane de la face inférieure, en deux faisceaux latéraux, un droit et un gauche, qui se portent en avant sans jamais contracter entre eux d'anastomoses. Cette division correspond au pli muqueux du prépuce, connu sous le nom de *frein*; du tissu cellulaire les réunit et se continue profondément avec la couche sous-muqueuse. Du côté de la face supérieure, le sillon profond qui forme le *calamus scriptorius* quand il est étalé, indique encore une division, et prélude à une séparation complète qui se fait au-dessous de la couronne du gland. Il résulte de ce fait que le cylindroïde spongio-vasculaire (corps spongieux) se divise, à sa terminaison, en deux faisceaux latéraux dont les bords supérieur et inférieur sont indépendants l'un de l'autre. » — Plus loin (p. 71), Jarjavay décrit la formation même du gland aux dépens de ces deux faisceaux : « Les deux faisceaux du cylindroïde continuent leur marche antéro-postérieure jusqu'au méat, juxtaposés et limitant, l'un à droite, l'autre à gauche, la fente glandaire du canal. Répétons que les bords supérieur et inférieur ne présentent entre eux aucune anastomose. Ils sont bien plus rapprochés du frein que de la partie moyenne et supérieure du rebord de la circonférence..... Arrivés au méat, ils se recourbent, ainsi que le représente la fig. 1 de la planche II. On voit des veines qui s'infléchissent aussi en arrière et en haut, chaque faisceau se réfléchit donc sur lui-même, et chaque coude correspond aux deux lèvres de l'ouverture antérieure de l'urèthre (voy. fig. 2, planche II).

« Les faisceaux *réfléchis* (j'appellerai *directs*, par opposition, ces mêmes faisceaux pendant leur trajet antéro-postérieur du cylindroïde au méat) se recourbent en haut, à droite et à gauche, prennent plus d'extension, mais non d'une manière uniforme sur toute la périphérie du gland, et se terminent par un bord arrondi qui est la couronne. En bas, ils ne s'anastomosent point. Leurs bords paraissent être une partie recourbée de la couronne, se dirigeant vers le méat. Il résulte de leur juxtaposition un sillon qui est situé sur la ligne médiane et qui correspond à la base du frein. En haut, des faisceaux réfléchis se confondent sur la ligne médiane. Cependant, on trouve quelquefois une ligne celluleuse qui est située en dessus et en arrière du méat, et qui indique un défaut d'union dans l'étendue de 3 à 5 millimètres. C'est le vestige d'une bifidité primitive dans l'évolution du gland, comme il en existe dans l'urètre. Ainsi se trouve constituée la coque ou, plus exactement, l'écaille du gland qui renferme en dessous de son évasement un espace occupé par le bout du corps caverneux.

L'extrémité antérieure de ce corps occupe une position centrale relativement aux faisceaux urétraux, tant directs que réfléchis. On dirait que ceux-ci la recouvrent comme pour en émousser la pointe... »

C'est à regret que je fais ces longues citations. Il est cependant nécessaire qu'on sache de quelle façon Jarjavay est arrivé à ces conclusions erronées, parce que tout récemment M. Charpy [1] reproduit la même description et passe sous silence les résultats

1. *Organes génito-urinaires*, p. 175. Toulouse, 1890.

bien différents que nous devons aux procédés d'investigation plus perfectionnés que la simple dissection.

Comme on le voit, ces conceptions ne reposent que sur les injections, l'inspection à l'œil nu et la séparation plus ou moins artificielle faite à l'aide de la pince et du scalpel. Mais elles montrent en même temps que de tout temps on a tenté de connaître la formation des organes. Malheureusement les procédés d'étude exclusifs n'ont pu donner que des résultats partiels, qui ont conduit à des doctrines défectueuses. Les injections ne prouvent qu'une chose : c'est qu'il y a des communications vasculaires plus larges et plus multiples entre la couche corticale du gland et le corps spongieux qu'avec l'extrémité du corps caverneux. La dissection établit également qu'on peut suivre de chaque côté du frein chaque moitié du corps spongieux jusque dans le parenchyme du gland. Mais conclure de là que la majeure partie du gland n'est que l'épanouissement du corps spongieux, c'est tout aussi erroné que de prétendre, par exemple, que le corps spongieux résulterait du prolongement du gland à la partie inférieure du corps caverneux.

Plus récemment, les embryologistes [1] et [2] ont signalé, de leur côté, l'apparition du renflement terminal en forme de bouton, qui se développe déjà pendant le troisième mois au bout du tubercule génital et qui représente le gland.

M. Tourneux [3] dit également que chez l'homme « le gland ne saurait être considéré comme un simple renflement du corps spongieux ».

M. Nicolas [4], après avoir étudié le gland du bélier, s'exprime ainsi : « Nous pouvons maintenant affirmer, en nous basant sur le développement et sur l'examen microscopique des sujets adultes, que le gland existe aussi bien au point de vue morphologique, c'est-à-dire comme un renflement du corps spongieux de l'urètre, qu'au point de vue physiologique, c'est-à-dire comme un organe doué de sensibilité ». Mais, une page plus loin, Nicolas ajoute en parlant du développement du corps caverneux : « Il faut abandonner cette idée que la formation du corps caverneux est indépendante du corps spongieux en général et du gland en particulier ».

Ces citations font voir que les embryologistes ont entrevu dans le gland autre chose qu'un renflement du corps spongieux; mais aucun n'ayant suivi son évolution et démontré que le renflement terminal du pénis n'est pas une dépendance du corps spongieux, tout le monde continue à répéter que le gland est un épanouisse-

1. Kölliker, *Embryologie,* trad. française, p. 1040.
2. O. Hertwig, *Lehrbuch der Entwickelungs geschichte*, etc.
3. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 251, 1889.
4. *Ibid.*, p. 563, 1887.

ment de la gaine spongieuse de l'urètre. Témoin les deux livres d'anatomie humaine qui viennent de paraître en 1890 et le traité d'anatomie comparée de Wiedersheim. Gegenbaur [1] et Debierre [2] sont, en effet, d'accord en définissant, et en dessinant dans des figures plus ou moins schématiques, le gland comme un renflement conoïde du corps spongieux.

Debierre tient cependant compte des travaux des embryologistes, qui, il est vrai, sont si concis ou si peu explicites qu'il les interprète de la façon suivante : « Dans le tubercule génital, dit-il (*loc. citato*, p. 705), se différencient les corps caverneux... et dans les parois de l'urètre le corps spongieux avec le gland ».

Il y a trois ans, M. Roger et moi-même [3] nous avons eu l'occasion d'examiner les organes génitaux externes d'un chien hypospade, qui nous ont conduits à rejeter l'opinion classique sur la valeur morphologique du gland. Le pénis était pendant, pourvu de ses corps caverneux et de l'os pénien; le corps spongieux n'était représenté le long du périnée que par deux bandes érectiles, séparées l'une de l'autre par la gouttière uréthrale. « L'existence du gland, conformé dans ses trois quarts dorsaux comme celui d'un chien normal et surtout la présence de l'os pénien nous ont permis d'affirmer que le gland ne dépend pas tout entier du corps spongieux. »

« Le développement normal, disions-nous, d'accord à cet égard avec la dissociation produite par l'arrêt d'évolution dans notre cas d'hypospodias périnéal, nous enseigne que la partie supérieure (les trois quarts au moins) du gland n'est que la partie terminale du corps caverneux devenue érectile grâce aux nombreux vaisseaux fournis par les artères dorsales du pénis, tandis qu'une partie seulement de la moitié inférieure est une dépendance du corps spongieux. »

Les études embryologiques que j'ai complétées depuis cette époque et qui font la base de ce travail me permettent de préciser les données précédentes. En effet, le fait essentiel que nous ignorions et qui ressort de cette étude est celui-ci : le corps spongieux est une dépendance du tissu péri-caverneux. En résumant les faits indiqués en détail dans le texte et qui sont l'explication des figures se rapportant au tubercule génital, voici comment il convient de comprendre le gland.

1. *Traité d'Anatomie humaine*, trad. franc., p. 718 et 720.
2. *Traité d'Anatomie de l'homme*, t. II, p. 699; F. Alcan. Paris, 1890.
3. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1889, p. 113.

Dans les deux premiers mois, le tubercule génital est terminé par un bout distal, qui est la continuation pure et simple du corps de l'organe. Il n'y a aucune marque de délimitation et le bout est constitué par la terminaison du corps caverneux entouré du tissu péri-caverneux.

Dans le cours du troisième mois, l'ectoderme prolifère et forme un bourgeon glando-préputial qui délimite la surface balanique; au fur et à mesure qu'elle pénètre dans le derme, l'invagination glando-préputiale creuse le sillon rétro-glandaire.

Ceci se passe du côté dorsal où les trois quarts du gland existent déjà à cette époque. Du côté ventral, on ne voit que les deux replis uréthraux, accolés le long de la ligne médiane et séparés par l'épithélium de la gouttière urétrale.

Déjà à cette époque, où l'urètre balanique n'existe pas encore, on constate une différence d'évolution dans les tissus en arrière et en avant du sillon rétro-glandaire.

En arrière de celui-ci, le tissu péri-caverneux se différencie en une couche conjonctive fasciculée (fascia pénis) contenant les artères et les nerfs dorsaux et en une couche cutanée et sous-cutanée.

En avant de la couronne du gland, cette différenciation n'a plus lieu; tout le tissu péri-caverneux forme un anneau dense et serré depuis le centre jusqu'à la surface et dans lequel viennent se ramifier abondamment les artères dorsales du pénis. J'insiste sur cet épanouissement des artères dorsales et la formation du tissu glandaire à une époque où les replis urétraux ne se sont pas encore soudés sur la ligne médiane pour fermer l'urètre et constituer le corps spongieux.

Dès la fin du quatrième mois, le gland a la constitution qu'il aura plus tard, sauf le moindre développement des aréoles vasculaires. Le fait important qui ressort de l'examen de toutes nos figures, c'est que le corps spongieux de l'urètre continue à être entouré de sa gaine conjonctive propre jusque vers le méat. Autrement dit, le corps spongieux continue à avoir une existence propre et une limite nette dans le tissu même du gland jusque près du méat; le parenchyme vasculaire de la partie corticale du gland l'enveloppe d'un véritable manchon érectile, où s'épanouissent les branches des artères dorsales.

Le gland est donc le segment terminal du pénis; toutes les parties de la verge prennent part à sa composition. Le bout des corps caver-

neux et spongieux en occupe l'axe et y est entouré d'un manchon qui leur est uni si intimement qu'il fait corps avec eux. Ce manchon forme une coque périphérique qui est l'analogue des enveloppes fibreuses et cutanées du reste du pénis, mais qui en diffère en ce qu'elle est composée d'une lame continue fibro-élastique. Elle représente une masse indivise où vont se terminer les artères et les nerfs dorsaux du pénis.

L'invagination glando-préputiale circonscrit et marque les limites du gland, puisqu'à l'origine le bout du pénis est la continuation même de toutes les parties de la verge, sans qu'il soit possible chez l'embryon d'indiquer l'endroit où finit le pénis et où commence le gland. Chez l'adulte, les mailles érectiles des corps caverneux communiquent par quelques vaisseaux à peine avec les aréoles du gland, tandis que les plexus vasculaires du corps spongieux s'anastomosent largement, vers le bout terminal, avec ceux du gland. C'est là le fait anatomique qui a conduit les auteurs à admettre, à tort selon moi, que le gland est le renflement antérieur du corps spongieux.

Le mode de formation du gland poursuivi sur des embryons de plus en plus âgés et le développement des tissus sont pleinement d'accord avec la distribution des vaisseaux et des nerfs et comportent une conclusion identique, qui est la suivante :

Le gland est l'extrémité du pénis devenant saillante hors du prépuce, pendant l'activité de l'organe, comme le gland de chêne hors de sa cupule. En arrière de l'invagination glando-préputiale, les enveloppes cutanées sont mobiles et glissent, par l'intermédiaire d'un tissu conjonctif lâche, sur le corps du pénis ; au niveau du gland et du col du pénis par contre, le derme et le tissu sous-cutané adhèrent intimement aux corps caverneux et spongieux, pour constituer une masse qui est tout d'une venue et qui fait corps avec les parties centrales, comme la pulpe du bout des doigts fait avec la phalangette. En un mot, le gland, c'est-à-dire l'extrémité terminale et libre du pénis, est formé par la fusion intime de trois parties *érectiles* : le corps spongieux, le corps caverneux et la peau.

IX. — *Développement de l'éminence génitale externe dans le type féminin.*

Chez les embryons du sexe féminin, l'évolution du tubercule

génital reproduit certains stades de ce que nous venons de voir dans le sexe féminin [1].

L'examen des organes génitaux externes de quelques embryons féminins suffira pour démontrer ce fait. La figure 31 représente la section longitudinale et bilatérale du bout du clitoris d'un embryon long de 5 cent. sur 7 cent. (milieu du troisième mois). Comme le clitoris est recourbé en bas et en arrière, la coupe est nécessairement oblique par rapport à la partie moyenne de l'organe. Au centre, on aperçoit la section en travers du corps caverneux (*ca*). Vers le bout du clitoris existe un rétrécissement (*egp*), circonscrit par un bourgeon épithélial; ils sont analogues à ceux de la figure 7 : c'est le début de l'invagination glando-préputiale. Les deux moitiés latérales du gland sont séparées, du côté ventral, par une gouttière (*gcl*), dite sous-clitoridienne, rappelant la gouttière urétrale du mâle. On voit que le tissu péri-caverneux et le revêtement cutané sont constitués comme dans le sexe masculin.

La figure 32 est une coupe plus postérieure des organes génitaux du même embryon. Elle passe par la base de la portion libre du clitoris; elle est perpendiculaire à la fente urogénitale et elle montre bien la saillie que forment les organes génitaux externes entre les membres postérieurs (*mp*). Les organes génitaux externes sont séparés des membres postérieurs (*mp*), par le sillon génito-crural (*gc*), et ils sont déjà différenciés superficiellement en grandes lèvres (*gl*) et en petites lèvres (*ny*) par le sillon (*si*) interlabial. Les petites lèvres (*ny*) sont elles-mêmes séparées sur la ligne médiane par le sillon génital ou urogénital (*gcl*), se continuant en avant avec la gouttière sous-clitoridienne. La masse des grandes et des petites lèvres est formée par du tissu mésodermique embryonnaire, dans laquelle on remarque les deux corps caverneux (*ca*) placés au-dessus de la fente génitale.

Sur un embryon long de 7 cent. 5 sur 10 cent. (début du quatrième mois), nous observons des modifications évolutives semblables à celles que nous connaissons sur le pénis. La figure 33 est une section longitudinale et bilatérale du clitoris d'un embryon féminin de cet âge : en arrière est le sillon interlabial (*si*) qui délimite le corps du clitoris. Les corps caverneux (*ca*) sont coupés obliquement et leur prolongement ventral s'étend dans chaque moitié

1. Voyez pour les mammifères quadrupèdes *1er Mém.*, p. 201 et fig. 47.

du gland, séparée de sa congénère par la gouttière sous-clitoridienne (*gcl*). Le fait qui frappe sur cette figure, c'est la grandeur de l'invagination glando-préputiale (*egp*) relativement à ce que nous avons vu sur l'embryon du troisième mois (fig. 31). La constitution de cette invagination est la même que sur les embryons masculins.

Enfin la figure 34 montre la forme du clitoris sur un fœtus féminin long de 10 cent. sur 15 cent. (milieu du quatrième mois). On reconnaît le corps caverneux (*ca*), le gland (*gl*), l'invagination glando-préputiale dont les extrémités ne dépassent pas le niveau du corps caverneux. Sauf la séparation qui aura lieu entre la peau décollée par l'invagination glando-préputiale, c'est-à-dire le capuchon clitoridien d'une part, et le gland du clitoris d'autre part, les choses en resteront à peu près à cet état dans le sexe féminin pour ce qui regarde l'évolution de l'invagination glando-préputiale.

En résumé, le gland se délimite du clitoris de la même façon que chez l'homme; mais comme les replis urétraux ne vont pas converger et se souder sur la ligne médiane, les extrémités du croissant glando-préputial se bornent, au fur et à mesure qu'elles s'y enfoncent, à les diviser en deux branches, dont l'interne ou médiane forme le frein du clitoris, tandis que l'externe se continuant avec son homologue, constitue le capuchon clitoridien.

X. — *Homologies de développement et de structure des organes génitaux externes dans les deux sexes.*

Une récapitulation rapide nous permettra de saisir les analogies d'évolution des organes génitaux externes dans les deux sexes. J'ai déjà insisté (*1er Mém.*, p. 201) sur ce fait capital, à savoir que les premiers stades de développement sont identiques chez les embryons mâles et femelles : le cloisonnement du cloaque, la configuration et la constitution du tubercule génital, ainsi que celles des replis ano-génitaux et la formation du repli préanal se font de la même façon chez les uns et les autres. Chez l'embryon féminin la soudure des replis ano-génitaux amène la formation d'un pont de substance (*périnée*) qui sépare l'orifice des organes génitaux externes d'avec l'anus. J'insiste encore une fois sur cette soudure des replis génitaux chez les embryons féminins, parce que W. Nagel [1] vient d'émettre des doutes, d'après des aspects exté-

1. *Archiv. f. mik. Anat.*, Bd. 34, p. 378.

rieurs, au sujet de la réunion des replis génitaux dans ce sexe. Il se forme ainsi entre la face interne des deux replis génitaux une fente antéro-postérieure limitée en haut par le corps du clitoris, latéralement par la face interne des replis génitaux et postérieurement par le point de réunion des replis ano-génitaux (fourchette et fosse naviculaire).

En comparant nos dessins (*1er Mém.*) ayant trait aux organes génitaux féminins aux nombreuses figures qui se rapportent à la partie correspondante du sexe masculin, on constate que cette portion des organes génitaux externes du type féminin s'est formée comme dans le type mâle; elle correspond à la portion spongieuse fixe du pénis dont les parois latérales se vascularisent comme dans le sexe masculin, pour constituer le bulbe du vestibule. L'angle antérieur ou supérieur de l'ouverture est surmonté du corps caverneux et du revêtement cutané du clitoris, comme l'angle postérieur ou inférieur est limité par le périnée.

Voilà pour les ressemblances. Mais bientôt on voit s'accentuer certaines différences : 1° dans le type féminin, la fente vestibulaire conserve la forme de fissure antéro-postérieure, tandis que la portion fixe de la portion spongieuse du sexe masculin prend une forme losangique ou étoilée, grâce au refoulement de la paroi inférieure; 2° dans le type féminin, le revêtement cutané des replis génitaux se divise superficiellement en grandes lèvres et en petites lèvres, grâce à l'accroissement de la partie externe des replis génitaux et à leur extension au dehors.

Cette absence du mouvement de réflexion ou de convergence des grandes lèvres et la présence du sillon interlabial marche de front et concorde avec un véritable arrêt de développement non seulement du corps du clitoris, mais encore de cette partie des replis cutanés qui entoure la partie terminale du corps caverneux. Comme le montrent les figures 31, 33, 34, la constitution du bout libre du clitoris est celle de la portion libre du tubercule génital du mâle avant la fermeture du sillon urétral. La gouttière sous-clitoridienne correspond à la fente urétrale et les repris cutanés ou nymphes (*ny*) répondent, comme forme et rapports, aux replis urétraux. Mais comme elles sont rattachées par leur bord postérieur aux grandes lèvres, dont elles représentent la partie interne ou médiane, elles ne se réuniront jamais dans le sexe féminin pour prolonger l'urètre jusqu'au-dessous de la partie libre du clitoris.

En résumé, les replis génitaux se soudent chez les embryons féminins, comme chez les masculins; mais cette soudure ne dépasse pas, *en avant*, le bord antérieur des muscles bulbo-caverneux. Hâtons-nous d'ajouter que, dans le développement des organes génitaux de la femme, il importe de faire une distinction essentielle : le canal ou sinus urogénital, qui résulte de la soudure des replis génitaux, acquiert chez la femme un degré de différenciation ou de développement plus élevé que chez l'homme [1]; je n'insiste pas davantage aujourd'hui sur les faits qui concernent cette portion du sinus urogénital.

Il en est tout autrement des parties génitales externes qui s'étendent du bord adhérent des petites lèvres jusqu'au bout du clitoris. Ici l'on constate une cessation dans la soudure des replis génitaux et en même temps une différenciation précoce des replis génitaux en grandes et petites lèvres. Mais si le tubercule génital prend des proportions plus faibles que dans le sexe masculin, il ne se différencie pas moins 1° en corps caverneux, pourvu plus tard de tissu érectile, 2° en un fascia pénis, 3° en une tunique celluleuse et en un revêtement cutané semblables aux mêmes enveloppes de la verge. La partie dorsale du bout terminal du clitoris présente, comme dans le sexe masculin, une invagination glando-préputiale et par suite un capuchon clitoridien rappelant la partie correspondante du prépuce du sexe mâle. Les enveloppes péri-caverneuses forment des prolongements très vasculaires et érectiles (les petites lèvres), mais en raison de l'absence de soudure des replis génitaux, ces prolongements n'arriveront pas à se réunir, de même que les extrémités inférieures de l'invagination glando-préputiale ne contourneront pas la face inférieure des corps caverneux. Il y a arrêt d'évolution portant sur la soudure des replis génitaux.

Ces faits nous permettent d'apprécier l'opinion des auteurs sur l'homologie des organes génitaux externes dans les deux sexes.

Cruveilhier [2], Sappey [3] sont d'avis que le clitoris a pour analogues, aux dimensions près, les corps caverneux de l'homme.

Debierre [4] dit également que le clitoris est un organe érectile, qui représente en petit les corps caverneux de la verge de l'homme.

1. Voy. Retterer, *Comptes rendus de la Soc. de biologie,* 2 mai et 9 mai 1891.
2. *Anat. descriptive*, t. III, p. 724.
3. *Anat. descriptive,* t. III, p. 687, 1re édit. et éditions suivantes.
4. *Traité élémentaire de l'Anat. humaine*, t. II, p. 778.

L'opinion précédente n'est pas l'expression de la vérité, puisqu'outre les corps caverneux, nous avons trouvé dans la partie libre du clitoris, les enveloppes péri-caverneuses, leurs replis ventraux ou nymphes et un gland.

Quant à l'extrémité du clitoris, Lacuire [1], puis Sappey ont avancé qu'elle est dépourvue de gland.

Ni les injections, ni la dissection, ni le microscope ne leur ont montré de tissu érectile dans l'extrémité libre du clitoris.

Plus tard, Wertheimer [2] en étudiant le clitoris embryonnaire et adulte est arrivé au résultat suivant : la structure du gland n'offre aucune analogie avec celle du tissu érectile, ni chez l'adulte ni chez le fœtus, bien qu'il soit l'homologue du gland du pénis. Le gland du clitoris n'est pas érectile. Ce renflement, comme le démontrent son mode de formation et sa structure, est produit selon cet auteur par la convergence des deux branches de bifurcation inférieures des petites lèvres, dont il représente le prolongement direct, de même que son capuchon est dû à la soudure de leurs branches supérieures.

Aujourd'hui, les auteurs tenant compte de données embryologiques dressent des tableaux où ils mettent en regard les stades embryonnaires d'une part, et l'état adulte dans les deux sexes, d'autre part. Je reproduis un de ces tableaux, tels qu'on le trouve dans Hertwig [3], dans *Quain's Anatomy* (t. II, p. 911), et Debierre (*loc. cit.*, p. 795).

Homme	*Embryon*	*Femme*
Pénis	Tubercule génital	Clitoris
Corps spongieux de l'urètre. Gland du pénis	Replis génitaux	Petites lèvres et gland du clitoris
Bourses	Bourrelets génitaux	Grandes lèvres

Ce tableau est trompeur, puisqu'il oublie de dire : 1° que le vestibule de la femme correspond à un segment de la partie fixe de l'urètre spongieux de l'homme; 2° que le corps spongieux de la partie libre du pénis n'est qu'une dépendance des enveloppes péri-

1. *Appareils érectiles chez la femme, Thèse de Paris,* 1856, p. 20.
2. *Sur les organes génitaux externes de la femme.* Ce Journal, 1883, p. 563.
3. *Entwickelungsgeschichte,* 1888, p. 321.

caverneuses. Il est erroné, puisqu'il considère le gland comme un dérivé du corps spongieux.

Gegenbaur [1] est plus près de la vérité, quand il dit : « Les corps « caverneux du clitoris rappellent en petit les corps caverneux du « pénis et démontrent que ce n'est pas le clitoris seul, mais plutôt « toute la paroi du sinus urogénital, y compris les petites lèvres et « les bulbes du vestibule, qui représente l'homologue du pénis de « l'homme ».

J'ai déjà montré dans le *1er Mém.* que la séparation établie par les auteurs en replis génitaux et bourrelet génital n'existe pas chez les mammifères quadrupèdes. Les figures 1 à 6 de ce mémoire montrent que chez l'homme également les replis génitaux forment dans la région périnéale une lame unique, résultant d'une saillie cutanée de chaque côté de la ligne médiane. Il n'y a point, à l'époque de la fermeture du canal uréthral ou urogénital, de formation ou de différenciation rappelant les bourses. Celles-ci se constituent bien plus tard aux dépens d'une portion très limitée du revêtement cutané des organes génitaux externes.

Chez le fœtus masculin, les replis génitaux s'étendent sous forme de lames indivises ou replis uréthraux depuis le périnée jusqu'au bout du gland ; c'est le bord libre de chaque repli, qui se rapproche de celui de son congénère et se soude avec lui pour former le corps spongieux et son revêtement cutané. Autrement dit, il n'y a pas de différenciation du repli génital ou uréthral chez l'homme. Les bourses figurent, je le répète, une dilatation sacciforme très limitée du revêtement cutané du corps spongieux. Elles ne correspondent, par conséquent, qu'à une portion restreinte du repli génital.

Chez les embryons et les fœtus féminins, on observe une différenciation très précoce dans le repli génital, grâce à la production du sillon interlabial. La lame interne ou médiane (petites lèvres) du repli génital se continue d'une part avec le revêtement cutané du clitoris et adhère d'autre part à la lame externe des grandes lèvres.

On continue à invoquer la situation et les connexions des bourses et des grandes lèvres dans l'espèce humaine pour vouloir asseoir leurs homologies. Ces considérations d'anatomie ne suffi-

1. *Traité d'Anat. humaine,* trad. française, p. 725.

sent point. Outre les faits de développement que j'ai exposés plus haut, je puis citer à l'appui de ma manière de voir, l'anatomie et l'embryologie comparées.

Je me borne à dire que chez beaucoup de mammifères quadrupèdes, les bourses se produisent comme chez l'homme, mais dans la région inguinale, à la place même où les femelles auront les mamelles, tandis que chez ces mêmes animaux les grandes lèvres, restes des replis génitaux, occuperont une situation voisine de l'anus.

Cet exemple prouve amplement que les connexions seules ne sont pas suffisantes pour établir l'homologie des organes; il faut connaître les phases évolutives de leur développement.

Quant au gland du clitoris, il existe dès l'apparition du tubercule génital féminin, et l'invagination glando-préputiale ne fait que décoller, comme chez le mâle, une portion de son revêtement cutané. Il reçoit les rameaux des artères et des nerfs dorsaux du clitoris, comme dans le sexe masculin; seulement son réseau capillaire restera toute sa vie à un stade inférieur de développement; autrement dit, les vaisseaux seront plus étroits et représenteront un tissu ayant des caractères bien moins érectiles.

En un mot, il est impossible d'arriver à établir les homologies des organes génitaux des deux sexes, si l'on se borne, comme on le fait généralement, à comparer les formes *adultes*. Comme l'évolution des diverses parties est variable chez l'un et l'autre sexe, il est nécessaire de dresser le tableau des stades que parcourent les organes mâles et femelles. En partant de ce principe, je résumerai de la façon suivante l'évolution *variable* que subit l'ébauche embryonnaire des organes génitaux externes dans les deux sexes.

XI. — *Homologies fondées sur l'évolution variable des organes génitaux externes dans les deux sexes.*

Après le cloisonnement du cloaque, les replis génitaux se soudent sur une certaine longueur dans les deux sexes pour former le périnée de la femme et la partie correspondante du périnée de l'homme. De cette façon prennent naissance le vestibule du vagin chez l'une, le segment postérieur de la portion spongieuse de l'urètre masculin, chez l'autre. A partir de ce point, les organes génitaux externes évoluent en sens différents dans les deux sexes.

Dans le type féminin, les replis génitaux ne restent nullement à l'état embryonnaire : ils se divisent en grandes et en petites lèvres. Cette différenciation me semble due à ce que les bords antérieurs des replis génitaux (grandes lèvres) restant en place, le clitoris s'accroît et s'allonge de façon à soulever la portion interne, médiane et antéro-supérieure des replis génitaux. En effet, le revêtement cutané du clitoris reste en continuité directe avec la face interne des replis génitaux, de sorte que les tissus péri-caverneux et cutané de la portion libre du clitoris sont intimement unis aux petites lèvres. La conformation du clitoris rappellera toute la vie le tubercule génital, bien que ses tissus évoluent avec le reste des organes génitaux externes.

Les petites lèvres ne correspondent qu'à une partie (interne) du corps spongieux du pénis, puisque celui-ci représente tout le repli génital en avant du vestibule. Enfin, le bout terminal du clitoris évoluera en partie comme celui du pénis, puisque la partie dorsale sera pourvue d'une invagination glando-préputiale, qui décollera l'enveloppe cutanée pour former le gland du clitoris.

Chez l'homme, les enveloppes cutanées de la portion spongieuse de l'urètre (situées en avant du bulbe) continueront leur mouvement de réflexion et de suture jusqu'au bout terminal du pénis.

Plus tard, sur un point limité de la base de la partie libre se développeront les bourses aux dépens de la peau seulement.

Enfin, l'extrémité terminale du pénis se différenciera du corps par l'invagination glando-préputiale, qui gagnera la face ventrale de l'organe, de sorte que la partie dorsale seule du gland de la verge sera l'homologue du gland du clitoris.

La partie sous-uréthrale du gland masculin est représentée dans le type féminin, par la partie tout antérieure des petites lèvres; mais chez la femme, l'évolution du tissu vasculaire y atteindra un développement bien moindre.

Conclusions générales.

Je résumerai de la façon suivante, les principales conclusions de ce travail :

A partir de l'ébauche périnéale, le tubercule génital est constitué chez les embryons humains, comme chez ceux des autres quadrupèdes, par un corps caverneux non vasculaire, entouré d'un revê-

tement péri-caverneux. Celui-ci se prolonge, du côté ventral et de chaque côté, en une lame limitant, et formant, par sa face interne, la gouttière urogénitale ou urétrale.

Chez les embryons masculins, ces lames ou replis urétraux, qui ne sont que la partie antérieure des replis génitaux, se rapprochent par leur bord inférieur et se soudent d'arrière en avant, d'après le même processus que chez les autres mammifères. Ils constituent : 1° l'urètre, dont l'épithélium s'est formé sur place et est d'origine ectodermique; 2° la gaine érectile du corps spongieux; 3° son enveloppe cutanée. Sur un espace limité de l'enveloppe cutanée se forment les *bourses*.

Chez les embryons féminins, la soudure des replis génitaux s'arrête en avant du bord antérieur du bulbo-caverneux. De plus, il y a division de chaque repli génital en deux lames secondaires : la lame externe reste en place pour former la *grande lèvre*, tandis que la lame interne ou médiane, adhérente au revêtement cutané du clitoris, se prête à l'allongement du clitoris et se soulève en un repli, la *petite lèvre*.

Dans le type masculin, l'urètre balanique se forme selon le même processsus que sur le reste du pénis; mais ici la fente verticale de la gouttière urétrale ne disparaît point, comme sur le reste de la portion libre de la verge. Au niveau du méat, comme sur toute la partie supérieure ou dorsale de l'urètre balanique, la branche verticale persiste. Avec cette particularité coïncide la forme de croissant du corps caverneux dans la région du gland.

Le sinus de Guérin est le prolongement postérieur de la branche verticale de l'urètre balanique; comme celui-ci, il est revêtu d'un chorion pourvu de papilles et d'un épithélium pavimenteux stratifié. La fosse naviculaire représente la portion inférieure et plissée du même urètre balanique; elle est constante et d'origine congénitale.

La valvule de Guérin résulte de la soudure des parois urétrales qui se fait, sur une certaine longueur, à la base de la branche verticale de l'urètre balanique.

Le gland est le bout du tubercule génital. Il se différencie du corps du pénis ou du clitoris par la production d'un épaississement, puis d'une invagination épithéliale, qui, en s'enfonçant dans le derme et le tissu sous-cutané, creuse le sillon rétro-glandaire.

Le fond de l'invagination glando-préputiale, après être parvenu près du fascia pénis, continue à s'accroître dans le sens antéro-

postérieur. Le fond laisse ainsi distinguer un angle antérieur et un angle postérieur : la surface comprise entre les deux angles du fond, constitue le rétrécissement, dit le *col* du pénis ou du gland.

L'angle antérieur du fond de l'invagination, en s'enfonçant dans le tissu glandaire, taille pour ainsi dire et produit un relief circulaire dans la base du gland : c'est là le mode de formation de la *couronne balanique*.

L'angle postérieur du même fond pénètre entre le tissu sous-cutané de la verge et le fascia pénis ; il sépare ainsi du corps de l'organe un lambeau cutané, l'*ébauche préputiale*. Plus tard, celle-ci en s'allongeant, déborde la couronne du gland et va recouvrir peu à peu la surface balanique d'arrière en avant. Il convient de noter que ce soulèvement du repli cutané n'est qu'un phénomène consécutif à la production de l'invagination glando-préputiale. Le fait initial de la production du prépuce est un *décollement par invagination*.

Les extrémités latérales de l'invagination glando-préputiale, continuent à s'accroître dans le tissu mésodermique de haut en bas et d'arrière en avant ; mais chez l'homme, elles n'arriveront pas à se rejoindre inférieurement, de sorte qu'il persistera un point de tissu mésodermique, qui continuera pendant toute la vie à relier le prépuce au corps spongieux (*frein du prépuce*).

L'homme adulte comparé aux autres quadrupèdes, au point de vue des relations du gland et du prépuce, reste ainsi dans un état embryonnaire.

Le développement du gland et sa structure démontrent qu'il n'est pas le renflement antérieur du corps spongieux, comme le veut l'enseignement classique.

Le gland est le segment terminal du pénis ; toutes les parties de la verge prennent part à sa constitution. Le bout des corps caverneux et spongieux en occupe l'axe ; celui-ci est entouré d'un manchon qui leur est uni si intimement qu'il fait corps avec eux. Ce manchon forme une coque périphérique, qui est l'analogue des enveloppes fibreuses et cutanées du reste du pénis, mais qui en diffère en ce qu'elle est composée d'une lame continue, fibro-élastique. Celle-ci représente une masse indivise où vont se terminer les artères et les nerfs dorsaux du pénis. La coque périphérique devient ainsi une partie d'une sensibilité exquise et pourvue d'aréoles vasculaires d'une abondance extrême.

Le gland du clitoris est l'homologue de la partie dorsale seule du gland du pénis. Les nerfs dorsaux plus abondants donnent au clitoris une sensibilité aussi, sinon plus, délicate qu'à celle du pénis, mais les ramifications des artères dorsales y restent, par contre, à l'état de capillaires peu dilatés. La portion sous-urétrale du gland du pénis est représentée chez la femme par le bord antérieur des petites lèvres.

Chez l'homme, le gland n'est nullement le renflement du corps spongieux de l'urètre : il est formé par la réunion intime de trois parties *érectiles* : 1° bout distal et aminci du corps spongieux ; 2° extrémité terminale du corps caverneux ; 3° peau devenue éminemment érectile [1].

1. *Ce travail a été remis au* JOURNAL *au mois de Juillet 1891.*

Explication des planches XIII et XIV.

ad, artères dorsales du pénis ou du clitoris.
b, bourrelet génital.
ba, branches terminales de l'artère dorsale du pénis ou du clitoris.
ca, corps caverneux.
ch, chorion.
cg, couronne du gland.
clu, cloison urétro-rectale.
cp, corps spongieux.
cpp, cavité péritonéale.
cu, sinus urogénital.
ecp et *fs*, gaine propre du corps spongieux.
egp, é pithlium glando-préputial.
esg, épithélium pavimenteux stratifié.
fr, frein.
gl, gland.
gc, sillon génito-crural.
gcl, gouttière sous-clitoridienne.
glu, glandes urétrales.
gl, grandes lèvres.
gu, gouttière urétrale ou urogénitale.
mb, amas épithélial au-dessous de la gouttière urétrale du gland.
mp, membres postérieurs.
ny, nymphes.
p, rudiment périnéal.
pc, tissu péri-caverneux.
pr, prépuce.
pu, crête médiane et ventrale des replis urétraux.
r, rectum.
rg, replis génitaux.
ru, replis urétraux.
sg et *sg'*, sinus de Guérin.
si, sillon interlabial.
tg, tubercule génital.
u, urètre.
vg, valvule de Guérin.
vi, plexus veineux.

Fig. 1. — Section longitudinale et bilatérale de l'éminence génitale d'un embryon humain masculin, long de 2 cent. 5 sur 3 centimètres (fin du deuxième mois lunaire) ; la coupe passe par la gouttière urétrale.

Fig. 2. — Section semblable du même passant par un plan plus dorsal.

Fig. 3. — Section longitudinale et bilatérale du pénis d'un embryon humain long de 4 centimètres sur 6 centimètres (début du troisième mois lunaire).

Fig. 4. — Section perpendiculaire des organes génitaux externes du même, comprenant le bout du pénis et la jonction des racines du corps caverneux.

Fig. 5. — Section semblable du même passant par les branches ischio-pubiennes et les racines du corps caverneux.

Fig. 6. — Section semblable du même passant par le périnée.

Fig. 7. — Section longitudinale et bilatérale du pénis d'un embryon humain, long de 5 centimètres sur 7 centimètres (milieu du troisième mois).

Fig. 8. — Portion du bourgeon glando-préputial du même à un grossissement plus fort.

Fig. 9. — Section semblable sur un fœtus long de 7 centimètres sur 10 cent. 5 (début du quatrième mois).

Fig. 9 *bis*. — Section semblable sur le même, mais passant par un plan plus superficiel.

Fig. 10. — Section bilatérale, et oblique par rapport au gland du pénis d'un fœtus humain long de 9 centimètres sur 13 centimètres (milieu du quatrième mois).

Fig. 11. — Section frontale du bout du gland d'un embryon humain masculin, long de 7 cent. 5 sur 10 cent. 5 (début du quatrième mois).

Fig. 12. — Coupe semblable du même au niveau de l'extrémité antérieure du corps caverneux.

Fig. 13. — Coupe semblable du même, un peu plus en arrière.

Fig. 14. — Coupe semblable du même, vers la base du gland.

Fig. 15. — Coupe semblable au niveau du col du pénis.

Fig. 16. — Coupe semblable immédiatement en arrière du gland.

Fig. 17. — Section frontale du pénis d'un fœtus humain long de 10 centimètres sur 14 centimètres (milieu du quatrième mois). Elle passe au niveau du méat.

Fig. 18. — Section semblable sur le même, plus en arrière.

Fig. 19. — *Ibid.*, en arrière de 18.

Fig. 20. — Section semblable du même à la base du gland et passant par l'orifice du sinus de Guérin.

Fig. 21. — Coupe consécutive à la précédente passant par le fond du sinus de Guérin et montrant la valvule de Guérin.

Fig. 22. — Section consécutive du même en arrière du gland.

Fig. 23. — Section frontale du gland d'un fœtus humain long de 18 centimètres sur 25 centimètres (fin du cinquième mois); elle passe immédiatement en arrière le méat.

Fig. 23 *bis*. — Urètre et corps spongieux de la coupe figurée en 23 à un grossissement plus fort.

Fig. 24. — Section frontale du gland du même, passant par l'extrémité tout distale du corps caverneux.

Fig. 24 *bis*. — Urètre et corps spongieux de la coupe figurée en 24 à un grossissement plus fort.

Fig. 25. — Section frontale du même, au niveau du col du pénis.

Fig. 25 *bis*. — Urètre et corps spongieux de la coupe figurée en 25, à un grossissement plus fort.

Fig. 26. — Section médiane, verticale et longitudinale du bout distal du pénis d'un fœtus humain long de 20 centimètres sur 28 centimètres (début du sixième mois).

Fig. 27. — Aspect d'un corps concentrique ou glomérule de l'épithélium balano-préputial.

Fig. 28. — Section transversale de l'urètre balanique au niveau du fond des sinus de Guérin (*sg*, *sg'*), sur un enfant de deux ans.

Fig. 29. — Même section au niveau où le diverticule inférieur des sinus de Guérin s'ouvre dans l'urèthre.

Fig. 30. — Épithélium stratifié et papille du sinus de Guérin.

Fig. 31. — Section longitudinale et bilatérale du bout distal du clitoris d'un embryon humain long de 5 centimètres sur 7 centimètres (milieu du troisième mois).

Fig. 32. — Section perpendiculaire des organes génitaux externes du même embryon, passant par la base du clitoris.

Fig. 33. — Section longitudinale et bilatérale du clitoris d'un fœtus humain long de 7 cent. 5 sur 10 centimètres (début du quatrième mois).

Fig. 34. — Section frontale du clitoris d'un fœtus humain long de 10 centimètres sur 15 centimètres (milieu du quatrième mois).

RECHERCHES

SUR UN FAISCEAU MUSCULAIRE DE L'AILE DES OISEAUX

MUSCLE OMO-BRACHIAL

Par Gaston BUCHET [1].

(*Planche XV.*)

Ce faisceau figuré mais non décrit par M. Alix est désigné dans l'explication de la planche II, figures 9 et 10, sous le nom d'accessoire du sous-scapulaire (*Essai sur l'appareil locom. des oiseaux*). Il n'a pas été figuré ni décrit, que je sache, par d'autres auteurs.

La netteté des figures et le peu d'importance de cet organe semblent rendre peu regrettable ce manque de description, surtout si, comme l'a fait l'auteur en question, on le considère chez le Falco tinunculus où il est extrêmement faible. Cependant, les changements que présente ce muscle en passant d'une espèce à l'autre, son existence presque constante, un seul ordre en étant privé, sont autant de raisons qui m'engagent à faire connaître les recherches que j'ai entreprises sur la morphologie de cet organe.

Pour ne point préjuger de ses affinités avec les muscles voisins, je le nommerai omo-brachial, car il ne me semble pas démontré qu'il doive être rapporté au sous-scapulaire.

Fort variable dans ses dimensions, souvent très faible, la plupart du temps masqué par les saillies musculaires et osseuses qui l'entou-

1. Ce travail a en partie été fait au laboratoire de Zoologie Maritime de Concarneau. J'en profite pour remercier M. le professeur Pouchet du bon accueil qu'il m'y fait depuis des années, et M. Francis Le Guillou de l'extrême obligeance avec laquelle il me procura en grand nombre des échassiers et des palmipèdes marins.

rent de toutes parts, accolé à l'articulation scapulo-humérale, ce muscle risque fort, dans bien des cas, de rester inaperçu. Toutes les formes qu'il présente peuvent être ramenées à deux types principaux, l'un représenté par le Corbeau, l'autre par le Goéland.

Je diviserai ce travail en quatre parties : dans la première, je décrirai les deux types principaux; dans la seconde, j'examinerai leur distribution dans la classe des oiseaux; dans la troisième, j'essaierai de déterminer la signification morphologique de l'omo-brachial; la quatrième, enfin, résumera les quelques faits certains que démontre l'étude de ce muscle et, pour que l'on n'attribue ni plus ni moins de valeur qu'il ne convient aux généralités énoncées dans cette note, elle se terminera par la liste des genres examinés.

I

Premier type : Corvus. (Fig. 1, 2, 3 et 4.)

Forme [1]. — Aplati, mince dans la partie proximale, le muscle omo-brachial se rétrécit et s'épaissit considérablement en se rapprochant de son insertion mobile, de telle sorte qu'il prend la forme d'un triangle ou plus exactement d'un trapèze dont le côté antérieur est moins oblique que le postérieur.

Insertions et direction. — Ce muscle prend son insertion fixe sur le deuxième cinquième environ du bord supérieur de l'omoplate. Cette insertion n'est séparée de celles des fibres superficielles du rhomboïde que par une ligne osseuse libre très étroite. De là il se porte en dehors, en avant et en bas; se réfléchit légèrement sur le pilier osseux qui limite en dedans la grande cavité de la tubérosité interne de l'humérus, et s'insère immédiatement en dehors du trou pneumatique de cet os, entre les deux chefs du triceps (portion humérale). Cette insertion a lieu directement sans l'intermédiaire d'un tendon.

Rapports. — Le faisceau antérieur du grand dorsal recouvre le bord postérieur de l'omo-brachial. La face supérieure de ce muscle

1. Dans cette description, comme dans les suivantes, je suppose l'oiseau les ailes étendues horizontalement; donc, la tubérosité interne devient supérieure, sa face convexe antérieure, sa face concave postérieure; de même le bord de la tubérosité externe devient supérieur, sa face pectorale antérieure et l'autre postérieure.

Par conséquent, à l'inverse des conventions d'habitude admises, les distances de dedans en dehors s'évalueront sur le grand axe de l'humérus, les verticales sur un petit axe perpendiculaire à celui-ci et les antéro-postérieures sur un autre petit axe perpendiculaire aux deux premiers.

par sa partie proximale et moyenne, est en contact avec le frein aponévrotique du triceps (portion scapulaire) et avec ce muscle lui-même. La face profonde repose en haut sur le sous-scapulaire, en bas sur le pilier osseux de la grande cavité de la tubérosité interne.

Les insertions proximales du grand rond et de l'omo-brachial sont très rapprochées, et cependant les deux muscles sont absolument distincts. Du reste, omo-brachial, sous-scapulaire et grand rond, s'éloignent de plus en plus les uns des autres en se rapprochant de leurs insertions mobiles. Ces dernières sont situées dans des plans très différents. L'insertion de l'omo-brachial est plus distale (plus en dehors) et plus vers l'avant que celle des deux autres muscles; mais elle est légèrement plus basse que l'insertion du sous-scapulaire et très sensiblement plus haute que celle du grand rond.

Action. — L'omo-brachial rapproche l'humérus du corps en l'élevant un peu et en lui imprimant un léger mouvement de rotation. Son action doit être très sensible, car sa masse est relativement considérable.

Deuxième type : Larus. (Fig. 5.)

Forme. — Allongé, étroit, à bords à peu près parallèles, ce muscle est rubané, mais cependant assez épais.

Insertions et direction. — L'omo-brachial prend son insertion fixe sur le bord inférieur de l'omoplate, tout près de la cavité glénoïde. Cette insertion est séparée de celle du rhomboïde par une large surface osseuse libre. Il se porte en dehors, légèrement en avant et en bas, passe sans se réfléchir sur le pilier de la grande cavité de la tubérosité interne et s'insère immédiatement à la base de ce pilier entre les deux chefs huméraux du triceps, sans qu'il y ait contact avec eux. Dans la plupart des mouvements de l'humérus ce muscle est presque parallèle au bord antérieur du grand rond.

Rapports. — La portion scapulaire du triceps et l'expansion aponévrotique qu'il envoie à l'omoplate, le recouvrent complètement; il n'est donc pas en rapport avec le grand dorsal.

A son origine il repose directement sur le sous-scapulaire, mais n'a aucune tendance à se confondre avec lui. Du reste les insertions mobiles des trois muscles omo-brachial, sous-scapulaire et grand rond ont la même situation relative que chez le Corbeau.

Action. — L'action de l'omo-brachial du Goéland est analogue à celle qu'il exerce chez le Corbeau. Cependant, ayant une insertion fixe plus basse, il élève moins l'humérus et, étant bien moins volumineux, l'effet produit doit être plus faible.

II

D'après les descriptions qui précèdent, on voit que la position de l'insertion fixe de l'omo-brachial différencie et caractérise les deux formes principales de ce muscle : dans le premier type (Corvus) elle a lieu sur le bord supérieur de l'omoplate ; chez le second (Larus) elle intéresse au contraire le bord inférieur de ce même os.

Comme caractères secondaires, on peut ajouter pour l'un, la forme plus ou moins triangulaire de l'omo-brachial et son développement assez considérable; pour l'autre, l'apparence rubanée ou même filiforme de ce muscle et la fréquence de son extrême faiblesse.

Une partie des Grimpeurs, presque tous les Passereaux, deux genres exceptés, Cypselus et Caprimulgus, appartiennent au premier type [1]. Cependant, il existe des Passereaux chez lesquels l'omo-brachial, affectant une disposition intermédiaire, ne saurait pas plus être rapporté au type Corbeau qu'au type Goéland. Dans ce cas le muscle ne s'insère pas sur l'un des bords de l'omoplate mais sur la face externe de cet os : tels sont les genres Alcédo, Upupa et Hydrobata.

Les rapaces diurnes et nocturnes, les Gallinacés, les Échassiers, les Palmipèdes, les genres Psittacus, Cypselus et Caprimulgus font partie du second type.

Chez les pigeons (fig. 9) je n'ai pu trouver trace d'omo-brachial. Peut-être les vastes internes et externes, en remplissant la cavité de la tubérosité interne se sont-ils opposés à son développement. Quoi qu'il en soit, il est intéressant de voir un muscle aussi constant manquer chez ces oiseaux.

Je n'ai pas eu occasion de rechercher l'omo-brachial chez les oiseaux à ailes aberrantes (Struthionidæ, etc.) ni dans les genres Ptérocles et Syrrhaptes. Cependant en raison des affinités qui relient ces derniers oiseaux d'une part aux Pigeons et de l'autre

1. Au point de vue myologique, le Caprimulgus europæus et le Cypselus apus s'éloignent considérablement des Passereaux sous plusieurs rapports.

aux Gallinacés, il serait intéressant de savoir s'ils possèdent le muscle en question.

L'omo-brachial le plus fort que j'aie rencontré appartenait au Gecinus Canus, tandis que les genres Accipiter, Psittacus, Gallopavo (dindon domestique) me présentèrent les plus faibles. Chez le dernier de ces oiseaux le muscle était extrêmement long.

III

Il est fort difficile de déterminer la signification morphologique de l'omo-brachial. En effet, si en anatomie humaine il est aisé de définir un muscle, il n'en est plus ainsi en anatomie comparée [1]. Chez les mammifères déjà, la confusion commence et augmente rapidement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'homme. Tantôt deux masses musculaires ou même un plus grand nombre, nettement distinctes chez ce dernier, se réunissent et se confondent entièrement; tantôt, au contraire, une masse musculaire indivise et d'apparence homogène dans l'espèce humaine, se divise chez certains animaux en plusieurs faisceaux jouissant tous d'une grande autonomie, aussi bien au point de vue anatomique qu'au point de vue fonctionnel.

Quand doit-on considérer comme type musculaire le cas où la condensation est poussée le plus loin ou au contraire celui où la division est extrême?

La plupart du temps on manque encore de critérium pour se décider dans un sens ou dans l'autre [2]. Aussi, il me semble, qu'ac-

1. En s'en tenant à l'anthropotomie on rencontre déjà de grandes difficultés si l'on considère un même muscle chez un grand nombre de cadavres. On s'aperçoit alors que la forme musculaire est loin d'être fixe, que les définitions et les figures classiques ne représentent que des moyennes et qu'il est souvent fort difficile de distinguer le type normal des formes exceptionnelles. Le bel ouvrage de M. Testut en fournit de nombreux exemples (*Les anomalies musculaires chez l'homme*).

2. La nomenclature myologique est artificielle et part d'un principe illogique. Elle prend comme type le système musculaire de l'homme, étudié pour lui-même en dehors de toute comparaison, et cherche à y faire rentrer tant bien que mal les muscles des autres vertébrés; tandis qu'il faudrait, au contraire, considérer les faisceaux musculaires chez le plus grand nombre possible d'animaux; ce qui, en mettant en lumière les tendances générales de groupement et de dissociation de ces faisceaux, permettrait finalement de faire une myologie humaine dont la nomenclature serait subordonnée à ces tendances générales au lieu de subordonner ces dernières à un cas particulier.

Il y aurait à tenir compte du mode de développement de chaque muscle, de son innervation et de la manière dont se comportent à son égard les facias aponévrotiques. Cette dernière considération aiderait peut-être puissamment à la création de groupes naturels.

Il est évident que dans la pratique on a tout avantage à descendre la série au lieu

tuellement on peut dire : *Tout faisceau musculaire nettement séparé des masses voisines et conservant son individualité dans une longue suite d'animaux de genres différents doit être considéré comme muscle autonome*. En réservant toutefois le sens général qu'il convient d'attacher à cette expression. Il me paraît probable, en effet, que dans certains cas un muscle ainsi défini n'a pas la valeur d'organe proprement dit, mais n'est qu'un pseudo-organe, s'il est permis de s'exprimer ainsi.

Tandis que : *Tout faisceau musculaire ayant des tendances manifestes à se confondre avec un muscle voisin, soit chez des individus de la même espèce, soit chez des individus d'espèces différentes, sera considéré comme accessoire de ce muscle*.

L'omo-brachial ne peut rentrer dans cette dernière définition. Il est au contraire absolument conforme à la première, car on le trouve constamment dans la classe des oiseaux; il est *toujours* nettement distinct des muscles voisins et il ne semble y avoir aucune corrélation entre son développement et celui de ces derniers : en effet, on voit tantôt un grand rond très volumineux exister en même temps qu'un omo-brachial très fort (Gecinus Canus), tantôt un grand rond puissant répondre à un omo-brachial filiforme (Accipiter Nisus); enfin chez le très petit nombre d'espèces où ce muscle manque, rien n'indique qu'il se soit fusionné avec les muscles voisins.

Son autonomie étant établie, il reste à savoir si l'omo-brachial représente un des muscles de l'épaule existant chez les mammifères ou s'il est spécial aux oiseaux et peut-être même aux sauropsides en général.

Je réserve mon opinion sur ce point, car la morphologie comparée des muscles du membre antérieur est encore très incertaine, particulièrement chez les oiseaux.

Cependant, on pourrait peut-être admettre que l'omo-brachial du Corbeau représente le sous-épineux dont l'insertion fixe serait normale, la partie antérieure du bord supérieur de l'omoplate des oiseaux répondant à l'épine des mammifères, et l'insertion mobile

de la remonter, car on part ainsi d'un point parfaitement connu, la myologie humaine, pour se diriger vers un autre qui l'est beaucoup moins, la myologie comparée; mais il n'est pas moins vrai que le résultat final de ces études ne doit pas être de s'efforcer de faire rentrer les dispositions variées des animaux dans le type humain, mais bien plutôt de décrire celui-ci conformément aux données de la myologie générale.

anormale puisque cette dernière a lieu dans la grande cavité de la tubérosité interne [1]. Chez le Goéland l'omo-brachial représentera surtout le petit rond, muscle qui semble n'être qu'un faisceau axillaire du sous-épineux légèrement différencié.

Il me paraît infiniment plus probable qu'il faut chercher l'homologue de l'omo-brachial des oiseaux dans un petit muscle accolé à l'articulation scapulo-humérale du cheval (fig. 10 et 11).

Ce faisceau musculaire désigné par MM. Chauveau et Arloin (*Anatomie comparée des animaux domestiques*) sous le nom de scapulo-huméral grêle, est rubané, large de 10 millimètres et long de 90 millimètres y compris son tendon d'insertion qui mesure 25 millimètres. Il naît par des fibres charnues et par quelques faisceaux tendineux immédiatement au-dessus du bourrelet de la cavité glénoïde, exactement à la jonction du bord postérieur de l'omoplate avec ce bourrelet. De là, s'accolant à la capsule de l'articulation scapulo-humérale, sur laquelle il se moule, il atteint la partie supérieure du court fléchisseur de l'avant-bras (brachial antérieur) et, s'insinuant à travers un interstice que présentent les fibres de ce muscle, il s'insère à l'humérus à 35 millimètres au-dessous de la tête de cet os. En traversant le court fléchisseur il se transforme en un tendon rubané très mince et beaucoup plus étroit que le corps musculaire.

Il ne manifeste aucune tendance à se fusionner avec les muscles voisins. D'après les auteurs précités, le scapulo-huméral grêle semble propre aux solipèdes.

L'insertion proximale de ce muscle répond exactement à celle de l'omo-brachial du type Goéland : son insertion distale diffère très peu de ce dernier muscle puisqu'elle se fixe dans le haut de la partie cylindroïde de la diaphyse humérale, presque sur la ligne médiane, mais cependant un peu plus près de la tubérosité interne que de l'externe, au lieu de s'insérer sur la première de ces tubérosités.

Le scapulo-huméral grêle du cheval est proportionnellement

1. Le grand rond, dont l'homologie est à peu près certaine, présente une disposition presque aussi anormale. Ce muscle, chez les oiseaux, se fixe à la lèvre inférieure de la tubérosité interne, au lieu de s'insérer comme chez l'homme sur la lèvre postérieure de la coulisse bicipitale. Cette dernière est représentée chez le Corbeau par une large surface limitée du côté de la tubérosité interne par un sillon en forme d'S très allongé et du côté de la tubérosité externe par le bord inférieur très saillant du plateau osseux qui donne insertion au grand pectoral (fig. 4).

Les deux faisceaux musculaires que l'on désigne chez les oiseaux sous le nom de grand dorsal présentent une disposition encore plus anormale.

encore plus faible que le plus faible omo-brachial des oiseaux. Il ne peut avoir aucune action utile sur les pesantes pièces osseuses auxquelles il s'insère; aussi, Rigot le considéra-t-il comme chargé de tendre la capsule de l'articulation scapulo-humérale afin de la soustraire aux pincements pendant les mouvements de flexion de l'humérus. L'omo-brachial des oiseaux, dans le type Corbeau au moins, ne peut remplir cette fonction.

Quoi qu'il en soit, il existe des rapports évidents entre ces deux muscles et il est très probable qu'ils sont homologues. Le scapulo-huméral grêle présente avec le gros extenseur de l'avant-bras (portion scapulaire du triceps) des connexions analogues à celles qui existent chez les oiseaux entre ce dernier muscle et l'omo-brachial. Il n'y a entre les deux muscles en question qu'une seule différence ayant quelque valeur : le scapulo-huméral grêle est en rapport avec le brachial antérieur puisqu'il pénètre à travers ses faisceaux, tandis que l'omo-brachial présente des connexions presque de même nature avec la portion humérale du triceps; mais cela tient plutôt à la disposition des insertions proximales du court fléchisseur et des extenseurs de l'avant-bras, qui est fort différente dans les oiseaux et les solipèdes, qu'aux dissemblances existant entre l'omo-brachial et le scapulo-huméral grêle. J'ai vu ce dernier muscle bifide à son origine (fig. 10), fait qui se rencontre parfois chez les oiseaux.

Si l'on admet cette homologie comme démontrée, la dénomination d'omo-brachial doit disparaître pour être remplacée par celle de scapulo-huméral grêle.

Il reste encore à déterminer s'il existe au membre postérieur un homologue de l'omo-brachial des oiseaux ou du scapulo-huméral grêle des solipèdes; j'espère publier bientôt un travail sur ce sujet et rechercher ces deux muscles chez les amphibiens, les reptiles et les mammifères.

IV

De ce qui précède on peut tirer les conclusions suivantes :

1° L'omo-brachial est un muscle très constant chez les oiseaux; seuls, les Pigeons en sont privés, en réservant toutefois les oiseaux à ailes aberrantes, que je n'ai pu examiner.

2° Son insertion distale varie fort peu, tandis que son insertion

proximale est très variable : tantôt elle a lieu sur le bord supérieur, tantôt sur le bord inférieur de l'omoplate.

3° Il est peut-être assez volumineux pour exercer une action utile ou au contraire être tellement réduit que physiologiquement on doit le considérer comme nul. Ce qui, au point de vue morphologique, lui donne une grande importance.

4° Il n'y a pas de relation entre son développement et celui des autres muscles allant de l'omoplate à l'humérus.

5° L'insertion au bord supérieur de l'omoplate qui est la règle chez les Passereaux et pour une partie des Grimpeurs semble ne jamais se rencontrer chez les Rapaces, les Gallinacés, les Échassiers et les Palmipèdes.

6° Le scapulo-huméral grêle du cheval se rapproche sous beaucoup de rapports de l'omo-brachial des oiseaux, surtout des formes appartenant au second type.

LISTE DES GENRES EXAMINÉS [1].

Accipitres.

1. — Falco (G.).
2. — Accipiter (G.).
3. — Noctua (G.).
4. — Syrnium (G.).

Passeres.

5. — Psittacus (G.).
6. — Gecinus (C.).
7. — Cuculus (C.).
8. — Turacus (C.).
9. — Alcion (C.).
10. — Alcedo (M.).
11. — Sitta (C.).
12. — Upupa (M.).
13. — Corvus (C.).
14. — Alauda (C.).
15. — Hydrobata (M.).
16. — Garrulax (C.).
17. — Turdus (C.).
18. — Hirundo (C).
19. — Cypselus (G.).
20. — Caprimulgus (G.).

Colombæ.

21. — Colomba (O.).
22. — Turtur (O.).

Gallinæ.

23. — Gallopavo (G.).
24. — Coturnix (G.).

Grallæ.

25. — Æudicnemus (G.).
26. — Numenius ? (G.).
27. — Limosa (G.).
28. — Fulica (G.).
29. — Ardea (G.).

Palmipedes.

30. — Phalacrocorax (G.).
31. — Puffinus (G.).
32. — Larus (G.).
33. — Sterna (G.).
34. — Querquedula (G.).
35. — Alca (G.).

1. J'ai suivi la classification de Degland et Gerbe (*Ornithologie européenne*, 2e éd., 1867) sans préjuger en rien de la valeur de cette classification. Quelques espèces exotiques ont été intercalées à la place qui semble leur convenir dans cette taxonomie.

Les genres ayant leurs noms ruivis de la lettre (C) appartiennent au premier type, tandis que (G) désigne le second type, (M) le type intermédiaire (insertion de l'omo-brachial sur la face interne de l'omoplate) et (O) l'absence complète de ce muscle.

Explication de la planche XV.

Pour toutes les figures une même lettre ou un même chiffre désignent un même organe.

A. — Humérus.
B. — Bord de la tubérosité externe de l'humérus.
C. — Apophyse cleidienne du coracoïdien.
C'. — Extrémité sternale du coracoïdien.
D. — Omoplate.
E. — Pilier osseux de la tubérosité interne.
F. — Grande cavité de cette tubérosité.
H. — Os huméro-capsulaire.
K. — Clavicule.
M. — Tubérosité interne.
1. — Grand rond.
2. — Sous-scapulaire.
3. — Omo-brachial.
4. — Ligament coraco-acromien.
5. — Accessoire coracoïdien du moyen pectoral de Vicq-d'Azyr (E. Alix).
6. — Tendon du moyen pectoral de Vicq-d'Azyr.
7. — Ligament glénoïdo-huméral.
8. — Ligament coraco-huméral.
9. — Accessoire scapulaire du moyen pectoral de Vicq-d'Azyr (E. Alix).
10. — Coraco-brachial.
11. — Portion scapulaire du triceps.
12. — Frein aponévrotique scapulaire du triceps ayant acquis la force d'un tendon.
13. — Tendon du triceps.
14. — Frein aponévrotique huméral du triceps.
15. — Portion humérale du triceps.
16. — Grand pectoral.
17. — Sous-épineux (E. Alix).
18. — Grand dorsal, faisceau antérieur.
19. — Grand dorsal, faisceau postérieur.
20. — Vaste interne.
21. — Vaste externe.
22 — Scapulo-huméral grêle.
23. — Court fléchisseur de l'avant-bras (brachial antérieur).

Les lettres se rapportent aux os, les chiffres aux muscles, tendons et ligaments. Toutes les figures sont de grandeur naturelle, excepté 2, 3 et 4 qui sont légèrement agrandies, tandis que 10 et 11 sont diminuées, en dimensions linéaires, la première de moitié environ, la seconde des deux tiers à peu près.

Fig. 1. — *Corvus Corone*. Rapports de l'omo-brachial avec le grand rond et le sous-scapulaire.

Fig. 2. — *Corvus Corone*. Humérus face postérieure. Les lignes pointillées indiquent les insertions musculaires. Il en est de même dans les figures 3 et 4.

Fig. 3. — *Corvus Corone*. Humérus face supérieure.

Fig. 4. — *Corvus Corone*. Humérus face antérieure; extrémité scapulaire.

Fig. 5. — *Larus*. Rapports de l'omo-brachial avec le grand rond et le sous-scapulaire.

Fig. 6. — *Puffinus Cinereus*. Grand rond et omo-brachial. Cette figure montre le grand espace qui sépare les insertions proximales de l'omo-brachial de celles du grand rond.

Fig. 7. — *Phalocrocorax Carbo*. Rapports de l'omo-brachial avec la portion scapulaire du triceps.

Fig. 8. — *Numenius recurvirostra* (?). Insertion de l'omo-brachial sur le pilier osseux de la tubérosité interne.

Fig. 9. — *Columba..... (domestique)*. — Cette figure montre la disposition des muscles grand rond, sous-scapulaire et triceps brachial (portion humérale), lorsque l'omo-brachial n'existe pas.

Fig. 10. — *Cheval*. Insertion du scapulo-huméral grêle à l'omoplate et à l'humérus. L'articulation scapulo-humérale est vue par la face interne. (D'après une pièce sèche.)

Fig. 11. — *Cheval*. Rapports du scapulo-huméral grêle avec le court fléchisseur de l'avant-bras (brachial anterieur).

L'articulation scapulo-humérale est vue par la face externe. (D'après une pièce fraîche ne provenant pas du même cheval que la précédente.)

SUR LA SIGNIFICATION

DE LA

CELLULE ACCESSOIRE DU TESTICULE

ET SUR LA COMPARAISON MORPHOLOGIQUE

DES

ÉLÉMENTS DU TESTICULE ET DE L'OVAIRE

Par le Dr A. PRENANT,

Chef des travaux histologiques à la Faculté de médecine de Nancy.

Une des questions certainement les mieux faites pour exciter la curiosité du morphologiste est celle de savoir si le testicule, et plus particulièrement le tube ou l'ampoule séminifère, renferme deux sortes d'éléments cellulaires ou une seule. Malgré l'intérêt qu'il y aurait à résoudre cette question pour tous les embranchements de la série animale, il faut bien reconnaître que ce sont surtout et presque exclusivement même les auteurs qui ont traité de la spermatogénèse des Vertébrés, et principalement ceux qui ont étudié les Mammifères, qui se sont en même temps posé le problème dont nous venons de parler. Çà et là cependant, dans quelques travaux sur la spermatogénèse des Invertébrés, la question est effleurée; dans quelques-uns même, elle est sérieusement examinée. Il en est de même dans une revue historique et critique de la spermatogénèse que l'on doit à Waldeyer.

Cette question, nous croyons avoir été des premiers à chercher à la résoudre. Nous terminions en effet un travail consacré à l'étude de la morphologie du tube séminifère des Mammifères [1] par cette conclusion générale : « Il n'y a dans la glande génitale encore indifférente, et plus tard dans le tube séminifère, aux différentes phases par lesquelles il passe, qu'une seule sorte d'éléments, de

1. *Étude sur la structure du tube séminifère des Mammifères* (*Recherches sur la signification des éléments qui le constituent*). Paris, 1887.

formes seulement variables; tous sont de la même famille cellulaire ». Plus tard, dans un mémoire encore inachevé [1], nous avons cherché à confirmer, pour la période indifférente et pour les premiers stades du développement de la glande génitale mâle, la conclusion générale de notre précédent travail. Plus tard encore, dans une note présentée à la Société de Biologie [2], nous avons fait observer que les données récemment acquises sur les différenciations possibles ou potentialités évolutives du mésoderme permettaient de faire remonter plus haut que précédemment les relations de famille qui unissent les éléments du tube séminifère ; en effet, l'épithélium germinatif, n'étant qu'une région spécialisée du mésoderme, peut avoir de bonne heure donné naissance aux cellules qui forment le stroma de l'ébauche génitale de la glande, et qui entreront plus tard dans la constitution du tube séminifère; de la sorte tous les éléments qui font partie de ce tube doivent être morphologiquement considérés, à cause de leur origine première commune aux dépens de l'épithélium germinatif, comme formant une seule sorte cellulaire, dès l'instant que nous lions la notion de sorte à celle de l'origine.

La question de sorte étant ainsi écartée par l'étude du développement, restait à trancher la question de forme, et à expliquer pourquoi l'on trouve aux différentes phases de l'évolution du tube séminifère, chez les Mammifères en particulier, deux formes cellulaires bien distinctes. Aux stades de glande génitale indifférente, de testicule embryonnaire et de testicule jeune, ce sont la forme « cellule épithéliale » ordinaire, et la forme « œuf primordial »; dans le testicule adulte ce sont les « cellules séminales », à quelque génération qu'elles appartiennent, et d'autre part les éléments appelés « cellules de soutien » (Merkel), « cellules fixes » (Sertoli), « cellules à pied » (Benda), « cellules végétatives » (Benda). Quelques-unes de ces dénominations, sous lesquelles on a désigné la deuxième forme cellulaire que renferme le tube séminifère à l'état adulte, rappellent la signification fonctionnelle que plusieurs auteurs ont imposée aux éléments de cette forme. Merkel, qui les a appelées cellules de soutien, en a fait une charpente cellulaire où

1. *Contribution à l'histogénèse du tube séminifère.* (Le tube séminifère se développe-t-il avec une ou deux sortes de cellules?) *Intern. Monatsschrift für Anat. und Phys.*, VI.

2. *Remarques à propos de la constitution de la glande génitale indifférente et de l'histogénèse du tube séminifère* (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, 1890, n° 14).

sont logées les cellules séminales. Benda, en les nommant cellules végétatives, les considéra comme éléments nourriciers des cellules séminales, qu'il leur opposait sous le nom de cellules germinatives.

Dans le premier des mémoires cités plus haut, nous avons cherché à montrer que la cellule de soutien n'existe pas sous la forme et avec le rôle que Merkel lui avait attribués, que la cellule dite de soutien n'est qu'une forme spéciale des éléments testiculaires, une forme remarquablement nucléolée, sans doute au repos absolu [1]. Nous avons insisté sur ce fait, que cet élément se présente avec les mêmes caractères que l'œuf primordial dans la glande génitale indifférente et dans le testicule des embryons et des animaux jeunes et nous avons noté la reproduction remarquable, aux différentes périodes de l'évolution du testicule, d'un élément semblable, sans trouver du reste, pour le caractériser, d'expression plus générale et meilleure que celle de cellule nucléolée. Cette expression ne faisait d'aillenrs que cacher notre ignorance au sujet de la valeur réelle de cette formation cellulaire. Comme l'a exprimé Sanfelice [2], nous ne savions « rien dire de la signification de la cellule de soutien caractérisée par un grand noyau ovale et clair, avec nucléole, par un corps protoplasmique granuleux de forme variable ». Nous croyons aujourd'hui être en mesure de proposer une explication de la production de cette forme si remarquable, et de lui attribuer une signification différente de celle qu'on lui a généralement reconnue. Ce n'est pas que nous rejetions l'idée que cette cellule peut fonctionner comme élément de sustentation ou de nutrition des cellules séminales; mais nous croyons que cette fonction, notre cellule ne l'a acquise que secondairement, tandis qu'originellement elle avait la signification fonctionnelle que nous nous proposons de lui imposer.

L'interprétation que nous comptons donner n'a pas le mérite d'une entière nouveauté; elle a été fournie déjà. Mais à cette époque, elle n'était appuyée que par des faits insuffisants, ou même actuellement controuvés. Fondée sur de telles bases, cette interprétation ne pouvait revêtir qu'une forme incomplète ou même inexacte. Aujourd'hui que nous sommes en possession de données plus éten-

1. Quant à l'expression de « cellules végétatives », elle a été introduite dans la science postérieurement à l'apparition de notre mémoire, et nous n'avons pu par conséquent en discuter la valeur.

2. Sanfelice, *Spermatogénèse des Vertébrés* (*Arch. de biologie italiennes*, t. X, 1888).

dues et que les données erronées ont été écartées, nous pouvons reprendre l'interprétation qu'on avait cru devoir abandonner, et chercher à l'appliquer aux faits dont nous disposons actuellement. S'adressant ainsi à des faits plus nombreux, elle n'en aura que plus de solidité, et d'autre part de la nouveauté des choses à expliquer tirera peut-être quelque originalité.

Nous étendrons la question, ne la limitant pas aux Mammifères, ni même aux Vertébrés, mais allant chercher nos matériaux jusque dans le domaine des Invertébrés, pourvu que ces matériaux présentent quelques garanties. Cela n'est malheureusement pas toujours le cas. Car en dehors des travaux consacrés spécialement à la spermatologie chez divers Invertébrés, la science est encombrée de descriptions superficielles de la spermatogénèse, chaque auteur d'une monographie d'ordre, de genre ou d'espèce s'étant cru obligé de faire la spermatogénèse des animaux qu'il étudiait [1].

Passant en revue la spermatogénèse ou plutôt la constitution histologique du testicule dans une bonne partie de la série animale, nous retrouverons presque partout, nous pouvons l'annoncer ici par anticipation, à côté des cellules indiscutablement séminales, un élément énigmatique, qui est plus ou moins comparable à la soi-disant cellule de soutien des Mammifères, et auquel on a donné suivant les cas les noms les plus divers. Si cet élément fait défaut quelque part, cela peut tenir à l'imperfection de nos connaissances, mais aussi, il faut bien le penser, à son absence réelle; nous examinerons cette exception plus loin.

Par analogie, souvent bien plus que par la preuve dûment faite d'une sérieuse homologie, cet élément a été tenu pour identique dans les différents groupes où on le trouve, et pour le même que la cellule de soutien des Mammifères. Sous l'influence de l'idée du rôle protecteur et nutritif dévolu à cette dernière cellule on a généralisé ce rôle et fait partout de l'élément énigmatique que l'on rencontrait une cellule protectrice et nourricière, fonctionnellement analogue dans toute la série animale.

1. Il ne faut donc pas s'attendre à trouver mentionnés dans ce travail tous les résultats publiés sur la spermatogénèse de tous les groupes de la série animale. Nous n'avons utilisé que les données les plus importantes. Il est possible d'ailleurs que des résultats spermatologiques intéressants nous aient échappé, soit à cause du grand nombre de travaux à consulter, soit parce que ces résultats sont souvent contenus dans des mémoires dont le titre n'attire pas l'attention du spermatologiste.

En outre nous n'avons extrait des ouvrages que nous citons que les faits intéressants au point de vue spécial où nous nous plaçons.

Nous nous priverons même de cette analogie fonctionnelle, et nous bornerons à constater que nous sommes en présence de deux formes cellulaires, dont une, la forme séminale, est connue, dont l'autre est inconnue.

Le problème que nous nous proposons de résoudre peut maintenant se poser quasi algébriquement, si nous songeons que nous avons le droit de faire une comparaison, bien plus de poser une équation entre le testicule et l'ovaire, puisqu'ils décrivent d'une même ébauche primitivement indifférente. Il devient alors nécessaire que leurs éléments épithéliaux composants soient aussi équivalents, et nous pouvons écrire : cellules séminales + formes énigmatiques du testicule = ovules + cellules folliculeuses de l'ovaire. Ainsi posé, le problème comporte deux solutions, que nous demanderons aux faits; nous pouvons faire cellules séminales = ovules, ou bien cellules séminales = cellules folliculeuses.

I

La première solution se présente tout naturellement, et de fait a été généralement adoptée. En effet il paraît satisfaisant de penser que les cellules séminales et les ovules se correspondent chez le mâle et chez la femelle et même s'équivalent, puisqu'en dernière analyse chacun des spermatozoïdes issu des éléments séminaux équivaut à l'ovule débarrassé des globules polaires. Aussi conçoit-on qu'on ait pu désigner du nom d'ovule mâle non pas le spermatozoïde, ni même la cellule séminale qui se transforme directement en spermatozoïde, mais la cellule-mère commune des éléments séminaux, surtout quand cette cellule-mère prend par son volume et par sa constitution toutes les apparences d'un œuf. L'épithète de mâle était le correctif physiologique d'une dénomination trop crûment morphologique.

D'autre part, notre cellule énigmatique, indirectement utile dans la spermatogénèse, soit comme élément protecteur, soit comme substance nutritive, revêtue dans toute la série animale d'un caractère accessoire, paraît bien être le représentant de la cellule folliculeuse de l'ovule, qui elle aussi fonctionne comme cellule protectrice ou nourricière de l'œuf, et ne joue dans l'ovogénèse qu'un rôle secondaire. Aussi s'explique-t-on qu'on ait désigné sous le même

terme de cellule folliculeuse, la cellule accessoire de l'ovaire et celle du testicule.

Voyons maintenant comment se comporte cette première solution, dont nous venons de développer les termes, avec les cas principaux présentés par la série animale dans l'ovaire d'une part, dans le testicule, d'autre part.

Pour ce qui est de l'ovaire, les dispositions que nous y trouvons sont bien connues dans le plus grand nombre des cas, et sauf dans certains groupes où l'ovogénèse est encore assez obscure, et où la valeur des éléments qui y prennent part est encore mal déterminée, nous pouvons, à la suite des recherches d'ensemble de Ludwig [1], regarder l'ovaire comme très généralement constitué de deux formes d'éléments épithéliaux partout semblables : l'œuf et les cellules folliculeuses [2].

Pour ce qui concerne le testicule, il nous faut envisager séparément, d'une manière aussi succinte que possible, les principaux types présentés dans la série animale.

Mammifères.

État adulte. — Qu'on nous permette de rassembler et de classer cette fois encore les données bibliographiques que nous possédons sur la morphologie du testicule adulte des Mammifères, et plus particulièrement sur la question des deux formes cellulaires du tube séminifère. Nous ferons ce classement en groupant les opinions en un tableau, et les caractérisant brièvement au point de vue spécial que nous envisageons [3].

I

Une seule sorte de cellules dans le tube séminifère.

	Cellules séminales.	Cellule énigmatique.
Balbiani (2).	»	*Cellule épithéliale*, produisant par bourgeonnement toutes les cellules séminales.
Duval (3).	»	*Cellule séminale primitive*, donnant des spermatoblastes qui sont les cellules séminales.

1. Ludwig, *Ueber die Eibildung im Thierreiche.* Würzburg, 1874.

2. De même que nous avons différé l'étude des cas où dans le testicule notre forme cellulaire énigmatique n'est pas représentée, de même nous remettons à plus tard l'examen de ceux où les cellules folliculeuses font défaut dans l'ovaire.

3. Le lecteur est prié de se reporter, pour avoir des renseignements plus circonstanciés sur les opinions ci-dessous énumérées, à notre mémoire cité plus haut (p. 1) pour les travaux antérieurs à 1887 voy. copie et à celui de V. Ebner (32) pour ceux qui sont postérieurs à cette époque.

BRISSAUD (**4**).	»	*Cellule-souche du 1er stade*, fournissant les spermatoblastes ou cellules séminales.
BIONDI (**5**).	»	*Résidu de la cellule-mère* des éléments séminaux, ou *cellule-souche* de ces mêmes éléments.
KLEIN (**6**).	Cellules séminales externes et internes.	*Cellule séminale externe.*
SANFELICE (**7**).	»	*Cellules germinales* produisant et régénérant les cellules séminales.
HELMAN (**8**).	Amas de cellules séminales ou spermatogemme.	*Spermatogonie* issue du spermatogemme.
W. KRAUSE (**9**).	Amas de cellules séminales ou spermatogemme.	*Plaque nucléée pédieuse* ou *spermatogonie*, résidu du spermatogemme.

II

Deux sortes de cellules dans le tube séminifère.

1°

LA VALETTE ST GEORGE (**10**).	Une partie des cellules séminales considérées comme *cellules folliculeuses*, les autres étant les cellules séminales actives.	*Spermatogonie*, cellule-mère de tous les éléments séminaux.
MEYER (**11**).	id.	id.

2°

V. EBNER (**12**) (1er travail).	*Cellules rondes inactives* dans la spermatogénèse.	*Cellules du réseau germinatif* qui supporte le spermatoblaste formateur des spermatozoïdes.
NEUMANN (**13**).	id.	*Spermatoblaste* de V. Ebner formateur des spermatozoïdes.
RIVOLTA (**14**).	id.	*Cellules du réseau germinatif* de V. Ebner.
BLUMBERG (**15**).	*Cellules rondes formatrices de spermatozoïdes.*	*Spermatoblaste*, générateur de spermatozoïdes.
KLAS (**16**).	»	*Spermatoblaste*, formateur des spermatozoïdes.
MIHALKOVICS (**17**).	»	*Spermatoblaste* de V. Ebner, producteur des spermatozoïdes.
POUCHET et TOURNEUX (**18**).	»	id.
KOLOSSOW (**19**).	*Cellules séminales.*	*Spermatoblaste* n'intervenant pas dans la formation des spermatozoïdes.
TOURNEUX et HERRMANN (**20**).	»	id.

3°

SERTOLI (21).	*Cellules mobiles ou rondes,* séminales.	*Cellule ramifiée, fixe ou épithéliale.*
MERKEL (22).	Cellules séminales.	*Cellule de soutien.*
HENLE (23).	id.	id.
RENSON (24).	id.	id.
BROWN (25).	id.	id.
LAULANIÉ (26).	id.	id.
GRÜNHAGEN (27).	id.	id.
BENDA (28).	»	*Cellule pédieuse,* de soutien et nutritive.
ID. (29).	*Cellules germinatives.*	*Cellule végétative.*
BERGONZINI (30).	Cellules séminales.	*Cellule de soutien.*
BRAZZOLA (31).	id.	*Cellule pédieuse ou de soutien.*
V. EBNER (32) (2e travail).	id.	*Cellule pédieuse,* nutritive et de soutien.
FÜRST (33).	id.	*Cellule marginale,* inactive dans la spermatogénèse.
SWAEN et MASQUELIN (34).	id.	*Cellule folliculeuse ou de soutien.*
F. HERMANN (35).	id.	*Cellule folliculeuse.*

Nous avons quelques remarques à faire relativement au classement des opinions opéré dans le tableau qui précède. Dans le groupe des opinions qui admettent l'existence de deux sortes d'éléments dans le tube séminifère nous avons introduit trois subdivisions. La première comprend les vues de V. La Valette Saint George; la manière de voir de Helman et celle de W. Krause, qui figurent comme n'admettant qu'une seule sorte de cellules, ne sont en réalité qu'une modification, mais une modification profonde, de celle de V. La Valette Saint George, dont elles dérivent. La deuxième subdivision comprend la doctrine du spermatoblaste de V. Ebner et de Neumann, avec deux modifications principales apportées l'une par Blumberg, pour qui le spermatoblaste n'est pas le seul élément formateur des spermatozoïdes, l'autre par Kolossow, selon lequel le spermatoblaste n'intervient pas dans la production des spermatozoïdes. La troisième catégorie renferme les auteurs qui admettent l'existence d'une cellule protectrice ou nutritive; dans cette catégorie Swaen et Masquelin ainsi que F. Hermann méritent une place spéciale par la dénomination nouvelle qu'ils ont donnée à la cellule protectrice dont ils ont fait une cellule folliculeuse.

États embryonnaire et jeune. — Nous retrouvons dans le testicule des embryons de Mammifères et des Mammifères jeunes les deux grands groupes d'opinions que nous avons établis pour le testicule adulte : le groupe unitaire et le groupe dualistique.

Dans le premier nous pouvons ranger Biondi (*5*) et Niessing (*36*). Biondi, bien qu'il trouve quelques légères différences entre les cellules dont se compose le tube séminifère embryonnaire et jeune, conclut toutefois à une seule espèce de cellules. Niessing, en présence de deux formes cellulaires bien tranchées, des « cellules épithéliales » et des « cellules comparables aux œufs primordiaux », admet que les secondes ne sont qu'un stade de déve-

loppement des premières, et formule ainsi une conclusion pareille à celle de Biondi; il ajoute que les cellules comparables aux œufs primordiaux représentent peut-être des cellules-souches définitivement formées.

La Valette Saint George (*10*) et Meyer (*11*) d'une part, Balbiani (*2*) de l'autre, avaient déjà constaté l'existence de deux formes cellulaires dans le testicule embryonnaire et jeune; les premiers les avaient appelées « cellules folliculeuses » et « cellules séminales primordiales »; Balbiani les avait respectivement nommées « cellules épithéliales » et « ovules primordiaux. »

Merkel (*22*) retrouve, dans l'état de développement incomplet du testicule, des cellules séminales représentées par de volumineux éléments et les cellules de soutien qu'il a vues à l'état adulte :

Benda (*29*) et F. Hermann (*37*) admettent également l'existence de deux formes bien tranchées de cellules.

Benda les nomme « cellules épithéliales », et « éléments de forme sexuelle » (*Geschlechtszellenartige Elemente*). Suivant lui, les cellules épithéliales à un moment donné disparaissent; à leur place se montrent des cellules qui sont manifestement les « cellules pédieuses » (*Fusszellen*) de l'état adulte et qui résultent de la transformation des cellules épithéliales. Les éléments de forme sexuelle se multiplient dès lors activement, tandis que les cellules pédieuses demeurent au repos. En somme, l'on a dès maintenant deux formes de cellules : des cellules séminales et des cellules pédieuses, dont l'origine première est la même il est vrai, mais qui désormais ne se mélangeront plus, les cellules épithéliales ne produisant que des cellules épithéliales, les éléments de forme sexuelle que des éléments pareils à eux-mêmes. Les premières, que l'on peut appeler « cellules testiculaires végétatives », se transforment à la puberté en cellules pédieuses; les secondes, ou « cellules testiculaires germinatives », deviennent les cellules séminales-souches et leurs descendants.

F. Hermann cherche à établir que la forme, nucléolée d'une façon si caractéristique, qui est représentée par la cellule pédieuse du testicule adulte, existe dès le début de l'évolution du tube séminifère et y figure la cellule folliculeuse, avec cette différence seulement que celle-ci possède 3-4 nucléoles au lieu d'un seul plus gros que renferme la cellules pédieuse; la constitution des nucléoles est du reste identique dans les deux cas. Les spermatogonies, ou cellules-mères séminales du testicule jeune, rappelant les jeunes cellules ovulaires de l'ovaire, diffèrent par quelques caractères des spermatogonies de l'état adulte et sont par exemple beaucoup plus grosses. En somme, il y a dans le tube séminifère des embryons et des animaux jeunes, deux types cellulaires qui se maintiennent dans le tube définitif [1].

Oiseaux et Reptiles.

La constitution histologique du canalicule séminifère a été peu étudiée dans ces deux groupes.

1. Nous nous en tiendrons à ces données, nous réservant de revenir sur l'histogénèse du tube séminifère en présentant nos propres résultats.

« Les recherches de Max Braun, dit Balbiani dans son ouvrage d'ensemble sur la génération des Vertébrés (2, p. 222), nous ont fait connaître la présence d'ovules primordiaux dans le testicule chez les embryons des Reptiles. Braun a retrouvé ces ovules dans les canalicules séminifères après la naissance et chez les jeunes de ces animaux; mais jusqu'ici on n'a pas fait d'observations suivies pour reconnaître ce que deviennent les éléments femelles du testicule avec les progrès de l'âge, et s'ils jouent un rôle quelconque dans l'évolution des corpuscules spermatiques. Braun a supposé, d'après quelques faits incomplètement observés par lui chez le Lézard, que les petites cellules séminales que renferme le testicule de cet animal pendant l'été, au moment de la formation des spermatozoïdes, sont des produits de division des ovules primordiaux lesquels ne forment plus alors qu'une seule rangée à la paroi des canalicules. Chez un Lézard vert adulte dont j'ai examiné les testicules en juin, les tubes séminifères ne renfermaient plus un seul ovule et leur contenu était exclusivement composé de petites cellules rondes... Ces petits éléments, qui sont les spermatoblastes ou cellules de développement des corpuscules séminaux, proviennent-ils, comme le suppose Braun, de la prolifération des ovules primitivement contenus dans les canalicules séminifères? Cela me paraît plus que douteux, si j'en juge par analogie avec les Plagiostomes et les Amphibiens, où... les spermatoblastes sont produits par la prolifération des cellules épithéliales des canalicules et non des ovules. »

« J'ai réussi, dit en note Balbiani (p. 224), à voir d'une manière très nette les ovules primordiaux dans les canalicules séminifères chez un jeune Pigeon approchant de l'âge adulte. Le contenu des tubes spermatiques se composait de deux sortes d'éléments, savoir : de cellules épithéliales longues et coniques, dont la pointe s'avançait jusque vers le milieu du conduit, et de cellules rondes placées çà et là entre les bases des précédentes et ayant tous les caractères de jeunes ovules. »

Sanfelice (7) retrouve chez les Oiseaux les cellules germinales qu'il a observées chez les Mammifères, avec des formes de passage entre les cellules germinales et les spermatoblastes ou éléments séminaux. Il en est de même chez les Reptiles.

Etzold (*37* bis) a publié tout récemment un travail sur le développement et la structure du testicule du Moineau. Le testicule du Moineau adulte examiné pendant l'hiver, en pleine période de repos par conséquent, offre deux sortes de cellules : des cellules pédieuses et des spermatogonies. Celles-ci sont situées dans des loges formées par les prolongements des cellules pédieuses. Les deux sortes de cellules se multiplient, sans que cependant, pour ce qui est des cellules pédieuses, l'auteur ait pu trouver chez elles les figures de division assurant cette multiplication. Les spermatogonies produisent par division des spermatocytes qui sont entourés par le protoplasma des cellules pédieuses; ainsi prennent naissance, par un processus de copulation comparable à celui que Benda a admis chez les Mammifères, des formations complexes, les plus jeunes spermatoblastes. A l'intérieur de ces spermatoblastes se forment alors les sperma-

tides et les spermatozoïdes, dont l'union devient des plus intimes avec la substance de la cellule pédieuse, et donne lieu aux spermatoblastes pour ainsi dire adultes. En somme, Etzold se rallie complètement à l'opinion que Benda a exprimée pour les Mammifères.

Il faut joindre aux recherches, dont nous venons de rapporter les principaux résultats, celles qui ont été faites, principalement en Italie, sur la régénération du testicule et sur l'état de cet organe dans des conditions physiologiques anormales.

Sanfelice, chez les Mammifères (7), a vu que ce sont les cellules germinales (cellules fixes de Sertoli, cellules de soutien de Merkel) qui s'emploient à cette régénération ; dans ces éléments on peut en effet montrer alors souvent la présence de figures caryocinétiques.

Grandis (*38*) a trouvé que chez le Pigeon en chaleur quelques jours de jeûne suffisent pour altérer, et même arrêter la production des spermatozoïdes. Au douzième jour de l'inanition les éléments du testicule commencent à se désagréger. Ceux qui persistent le plus longtemps ont le caractère de ces cellules qui revêtent la paroi des canalicules séminifères. Il en résulte que les éléments qui ont la propriété de reproduire tous les autres, les éléments épithéliaux, demeurent en place. Au dernier stade de l'inanition, toute différence cesse entre les cellules testiculaires, et les coupes des tubes séminifères ressemblent alors à celles du testicule de jeunes animaux.

Amphibiens.

Le testicule des Amphibiens a été beaucoup plus étudié que celui des Reptiles et des Oiseaux. Négligeant les travaux les plus anciens, nous ne nous occuperons que de ceux de La Valette Saint George, Balbiani, Duval, Nussbaum, Bloomfield, Swaen et Masquelin, Sanfelice, F. Hermann.

Conformément au plan général qu'il a tracé de la constitution du tube séminifère, La Valette Saint George (*39*) trouve chez les Amphibiens des spermatogonies ou cellules séminales primordiales et des cellules folliculeuses. Ces dernières sont unies en une « membrane folliculaire ». En outre La Valette Saint George admet l'existence d'une membrane plus interne que la précédente, la « membrane kystique », laquelle est formée par la fusion des cellules périphériques de l'amas cellulaire ou spermatogemme résultant de la multiplication de la spermatogonie. L'ensemble du spermatogemme et de son enveloppe constitue le « spermatocyste ».

Pour Balbiani (2), il existe dans les canaux testiculaires de très jeunes Grenouilles et de très jeunes Axolotls des groupes cellulaires. Chacun de ces groupes se compose d'une grande cellule centrale, ronde et claire, et de cellules périphériques aplaties, appliquées à la surface de celle-ci. La cellule centrale correspond à la spermatogonie ou cellule séminale primitive de La Valette Saint George et les cellules périphériques à sa membrane folliculaire. Pour Balbiani, ces groupes représentent des ovules primordiaux entourés de cellules épithéliales, par conséquent de jeunes follicules de Graaf mâles. Chez les Amphibiens mâles adultes, on trouve encore çà et là,

dans les canalicules, de ces jeunes follicules primitifs; mais à côté de ceux-ci on rencontre des groupes cellulaires arrondis, saillants dans la cavité du canalicule. Ces groupes sont encore revêtus extérieurement par l'épithélium, comme les ovules primitifs, mais le centre du groupe est occupé à la place de ceux-ci par un amas de cellules rondes et claires; cet amas, au lieu d'être formé, comme le veut La Valette, par la prolifération de la spermatogonie, est constitué suivant Balbiani par le bourgeonnement de l'une des cellules du follicule; cette cellule en effet forme, à l'extrémité d'un stolon prolifère, des cellules-filles ou spermatoblastes. Quant aux autres cellules folliculeuses, après avoir pendant un certain temps figuré une membrane folliculaire, elles disparaissent.

Voici maintenant les principaux points de la description de Duval (*40*). Au mois de novembre on trouve chez la Grenouille des faisceaux de spermatozoïdes, des noyaux ou plutôt des cellules dites « cellules granuleuses », des cellules ou « ovules mâles ». Observons que, si à cette époque on néglige les spermatozoïdes, ce que l'on est en droit de faire pour ramener le Batracien à l'état jeune, on rencontre ici les mêmes éléments que dans le testicule des embryons de Mammifères et des Mammifères jeunes, c'est-à-dire que les cellules granuleuses de ceux-là répondent aux cellules épithéliales de ceux-ci et les ovules mâles des premiers aux ovules primordiaux des seconds. Duval trouve d'ailleurs toutes sortes d'intermédiaires entre les cellules granuleuses et les ovules mâles du Batracien, de même qu'on en a pu observer entre les cellules épithéliales et les œufs primordiaux des Mammifères aux périodes embryonnaire et jeune; les cellules de la seconde forme ne sont qu'un état différencié des premières. Dans une phase ultérieure, les cellules granuleuses prolifèrent et évoluent en ovules mâles. En décembre et janvier, les ovules mâles deviennent plus volumineux. Désormais on n'observe plus de formes de transition entre les cellules granuleuses et les ovules mâles. Dès lors aussi les cellules granuleuses deviennent stationnaires et ne se multiplient plus. Nous aurons à rapprocher plus loin ces faits de ceux que l'on observe dans le cours de l'organogénèse du testicule des Mammifères. En février et mars, les ovules mâles deviennent très volumineux et leurs noyaux se segmentent, de telle sorte qu'il se forme un ovule mâle multinucléé. En mars et avril, autour de chaque ovule mâle multinucléé se trouvent plusieurs cellules granuleuses, les unes en contact avec la paroi du canalicule, les autres reposant sur les parties des ovules mâles qui font saillie dans la lumière du canal; jamais ces cellules granuleuses, dont La Valette Saint George a beaucoup exagéré le nombre, ne sont assez nombreuses en réalité pour former autour de chaque ovule mâle une couche complète. Enfin (mai et juin) les ovules mâles, continuant à se multiplier, deviennent des amas cellulaires auxquels on peut donner le nom de « kystes spermatiques ». Entre ces kystes spermatiques on trouve des ovules moins avancés dans leurs phases de segmentation. A la surface des kystes sont éparses des cellules granuleuses, devenues très rares déjà à cette époque relativement au nombre des éléments des kystes. Les noyaux des cellules granuleuses, qui primitivement étaient

disposés sur un point quelconque de la périphérie du kyste, gagnent bientôt la partie de celui-ci qui est externe et qui regarde la paroi du canalicule; et là, d'après Duval, certains de ces noyaux granuleux se transforment en ovules mâles destinés à être le point de départ d'un nouveau cycle évolutif. Les jeunes ovules mâles sont alors situés à la base des faisceaux de spermatozoïdes (fig. 23, 24, 26, 27), et l'on est tenté, dit Duval, de prendre ce noyau pour quelque chose de comparable au « noyau principal » des Mollusques. Il faut bien dire que le caractère « ovule mâle » de ces éléments basilaires des faisceaux de spermatozoïdes n'est pas très évident, et que Duval ne montre pas suffisamment non plus l'origine de ces ovules mâles jeunes aux dépens des cellules granuleuses.

Pour Bloomfield (*41*), on doit distinguer dans les follicules ou cystes des Amphibiens des « cellules interstitielles » et des « cellules blastophorales ». Ces dernières ne sont autre chose que des cellules séminales ou spermatoblastes, qui ne se sont pas transformées en spermatozoïdes, et qui finissent par dégénérer. Ces cellules blastophorales sont identiques à ce que Bloomfield désigne chez les Invertébrés sous le nom de « blastophore », et à ce que d'autres ont appelé le « cytophore ».

Nussbaum (*42*) a étudié le développement des glandes génitales. Chez la Grenouille brune, les glandes génitales, sur le têtard long de 1,4 centimètre, sont constituées de cellules sexuelles entourées de petites cellules péritonéales. Les cellules sexuelles se divisent, sont écartées les unes des autres par les cellules péritonéales qui s'interposent entre elles en leur formant une sorte de capsule. Les deux sortes de cellules se développent d'ailleurs indépendamment l'une de l'autre, et il ne se fait aucune transition de l'une à l'autre. En un stade ultérieur les cellules sexuelles primaires enfermées dans leurs capsules se divisent en présentant des noyaux acineux, chaque grain de l'acinus devenant ensuite un noyau indépendant. L'un des noyaux ainsi formés s'agrandit et devient le précurseur des produits sexuels, tandis que les autres noyaux demeurent petits et forment autour de la cellule germinative une enveloppe épithéliale, le follicule épithélial de l'œuf, la membrane folliculeuse de la spermatogonie. — Dès lors le processus devient différent pour l'ovaire et pour le testicule. Dans ce dernier les spermatogonies sont réunies en grand nombre, ainsi que leurs membranes folliculeuses respectives, dans de grands sacs ou des tubes ; chaque spermatogonie à l'intérieur de son enveloppe folliculeuse se divise en un grand nombre de cellules séminales. Comme conclusion à ses recherches sur l'histogénèse des glandes génitales chez les Amphibiens, ainsi qu'à quelques observations sur celles des Céphalopodes et des Insectes, Nussbaum identifie le follicule séminal au follicule ovarien, — la spermatogonie ou le faisceau de spermatozoïdes à la cellule ovulaire, — la membrane folliculaire de la spermatogonie et du faisceau de spermatozoïdes à l'épithélium folliculaire de l'œuf.

Dans les recherches de Swaen et Masquelin (*43*) sur la spermatogénèse chez la Salamandre, nous voyons que les ampoules séminifères les plus jeunes sont formées de deux espèces d'éléments : les ovules mâles et les cellules folliculeuses. Les uns et les autres se multiplient, principalement

les ovules mâles. De cette prolifération cellulaire résultent des amas de cellules qui forment les spermatogemmes. Les cellules folliculeuses, situées à la périphérie de la spermatogemme, lui forment une enveloppe ou gaine folliculeuse; et plus tard, quand les cellules spermatiques se sont transformées en filaments spermatiques, et que la spermatogemme est devenue une nématogemme, les cellules folliculeuses peuvent se trouver à la base du faisceau de spermatozoïdes ou nématogemme.

Pour Sanfelice (7), il existe chez la Grenouille à la base du faisceau de spermatozoïdes un élément pareil à celui qu'il a décrit chez les autres types et qu'il a appelé cellule germinale. Cet élément se multiplie et fournit des cellules séminales ou spermatoblastes. Les cellules germinales ne se divisent d'ailleurs pas toutes pour donner des spermatoblastes, mais il en reste une ou plusieurs comme réserve devant fournir plus tard de nouveaux kystes. Les spermatoblastes constituent par leur réunion ces amas cellulaires qui ont été appelés spermatocystes, kystes spermatiques par V. La Valette Saint George et par Duval. A la périphérie de ces kystes se trouvent quelques noyaux particuliers répondant aux noyaux folliculaires et aux noyaux granuleux de V. La Valette et de Duval. Les noyaux folliculaires sont destinés, comme la cellule germinale, à se changer en spermatoblastes; ils se différencient des cellules germinales en ce qu'ils sont plus petits et en ce qu'ils ne montrent pas les figures caryocinétiques qui caractérisent ces cellules.

F. Hermann (*35*) a étudié la constitution histologique du testicule de la Salamandre et principalement le mode de régénération des éléments séminaux chez cet animal. Un canal séminipare de Salamandre, qui renferme des spermatozoïdes mûrs, ne contient plus que des cellules folliculeuses, c'est-à-dire des éléments qui, selon lui, n'ont rien à faire avec le processus spermatogénique. Il ne reste donc dans les tubes aucun élément capable de refôrmer des cellules séminales. Or au pôle céphalique du testicule, on trouve un tissu qui peut jouer ce rôle régénérateur. Il est constitué de deux sortes d'éléments : des ovules primordiaux ou ovules mâles et des cellules folliculeuses. Ces dernières ont un noyau qui possède à côté de petits nucléoles un nucléole plus gros, offrant la même disposition que celui des « noyaux spermatoblastiques » (noyaux des cellules pédieuses) de la Souris, et que l'élément nucléolaire de la Grenouille examiné par Sanfelice. Quant aux ovules primordiaux, ils ressemblent absolument à ceux de l'ébauche génitale, et parce que ces derniers sont à l'état indifférent, Hermann propose d'appeler les ovules primordiaux « cellules germinatives indifférentes ». Ce sont des spermatogonies ou cellules-mères séminales primordiales, dans lesquelles la formation du spermatogemme se fait ainsi que V. La Valette Saint George l'a décrit le premier. Plus tard les cellules folliculeuses qui enveloppent le spermatogemme et qui en font un spermatocyste sont repoussées vers le centre du tube par un mécanisme particulier. Lorsqu'après l'expulsion des spermatozoïdes les cellules folliculeuses demeurent seules dans le tube, elles subissent une lente dégénérescence et ne peuvent par conséquent pas servir à la régénération des tubes vidés. En somme,

ce qu'il nous paraît le plus intéressant de relever dans cette description, c'est que les processus de l'histogénèse du testicule, processus qui chez les autres Vertébrés se déroulent avant l'époque de la maturité pendant les périodes embryonnaire et jeune, se renouvellent chaque année dans le testicule des Urodèles, et que le stade embryonnaire du testicule persiste indéfiniment chez l'animal adulte dans une portion de l'organe [1].

Sélaciens.

Les principaux travaux publiés sur l'histogénèse du testicule chez les Sélaciens sont ceux de Semper, La Valette Saint George, Balbiani, Hermann, Jensen, Swaen et Masquelin, Sanfelice.

Voici quelle est la description fondamentale qu'en donne Semper (*43*). Les plus jeunes ampoules séminifères du testicule d'un Sélacien adulte ressemblent à des follicules de Graaf et se composent de cellules périphériques entourant une cellule centrale plus grande ou ovule primitif. Ce dernier est plus tard résorbé. Les cellules périphériques se transforment ensuite en grandes cellules claires à noyau arrondi, dont la multiplication donne naissance à de nombreux noyaux qui demeurent à l'intérieur de la cellule-mère et qui sont les origines des spermatoblastes ou cellules séminales. C'est alors que paraît contre la paroi de l'ampoule séminifère un noyau spécial, « le noyau cellulaire recouvrant » (*Deckzellenkern*).

La Valette Saint George (*44*) a trouvé chez les Sélaciens essentiellement les mêmes dispositions que partout ailleurs : une cellule-mère séminale primordiale ou spermatogonie, qui donne lieu par division à un amas cellulaire, le spermatogemme, dont les éléments composants sont des cellules séminales ou spermatocytes; des cellules folliculeuses; l'ensemble du spermatogemme avec les cellules folliculeuses qui l'entourent forme le spermatocyste.

Balbiani (2) a constaté comme ses prédécesseurs la présence de deux formes cellulaires, représentées par un ovule entouré de cellules épithéliales. Conformément à ses vues générales, il considère l'ovule central comme l'élément femelle du testicule, et les cellules épithéliales périphériques comme les éléments mâles. A un certain moment, l'ovule central commence à émettre, par différents points de sa surface, des bourgeons ou cellules-filles. Chacun de ces bourgeons ovulaires se met en contact avec la cellule épithéliale placée vis-à-vis de lui et paraît s'y souder intimement. Pendant ce temps les cellules épithéliales se sont multipliées elles-mêmes par division, et, à mesure que de nouvelles cellules ovulaires se produisent, chacune de celles-ci vient se fixer sur la cellule épithéliale qui lui fait face. Il en résulte que la cavité de l'ampoule se trouve bientôt remplie par un système rayonnant de cellules-filles, qui s'étendent du centre, occupé par la cellule-mère, vers la périphérie, où sont placées les cellules épithéliales, auxquelles elles sont intimement unies. Chaque cellule ovulaire-fille, avec

1. Nous n'avons pas eu à notre disposition le travail tout récemment paru de Bertacchini : *La Spermatogenesi nella Rana temporaria. Intern. Monatsschrift für Anat. und Phys.* Bd. VIII, H. 4.

la cellule épithéliale à laquelle elle s'est unie, représente un couple formé de deux éléments conjugués, et l'on peut comparer à une influence fécondatrice le contact exercé par l'élément central sur l'élément périphérique; car, dès ce moment, ce dernier devient le siège d'une abondante prolifération. Les cellules épithéliales bourgeonnent en effet à leur tour et émettent vers le centre de l'ampoule un prolongement protoplasmatique, sorte de stolon qui produit sur toute sa surface de petites cellules filles ou spermatoblastes. Pendant que les spermatozoïdes se forment aux dépens de ces spermatoblastes, la cellule centrale de l'ampoule, l'ovule femelle, a disparu; les noyaux seuls des bourgeons cellulaires formés par elle persistent, mais subissent un phénomène de régression graisseuse et deviennent les « corps problématiques » décrits par Semper.

Pour Herrmann (*45*), les grandes cellules centrales de l'ampoule séminifère, que l'auteur appelle « ovules mâles », proviennent de cellules folliculeuses qui se sont développées considérablement. Il reproduit ainsi la manière de voir jadis exprimée par Semper, produisant à l'appui de son dire l'existence de formes intermédiaires entre les cellules folliculeuses et les ovules mâles, et l'absence de division des premiers ovules mâles, d'où résulte que les ovules néoformés ne peuvent dériver que des cellules folliculeuses. Lors des divisions ultérieures qui s'opèrent dans l'ampoule séminifère plus développée, Herrmann admet que la cellule folliculeuse, devenue grande cellule ou ovule mâle, qui occupe dans chaque rayon de l'ampoule la situation la plus interne, se divise chaque fois en deux cellules dont l'externe prend les caractères d'une cellule séminale, tandis que l'interne régénère la cellule folliculeuse. Il reprend de la sorte l'opinion de Semper, pour qui la cellule folliculeuse définitive n'est que le résidu du spermatogemme, formé par la multiplication ou plutôt par le bourgeonnement continu d'une cellule folliculeuse primitive ou cellule périphérique de l'ampoule séminifère jeune. En raison de la situation que le « noyau cellulaire recouvrant » de Semper affecte à la base d'un faisceau de spermatozoïdes, Herrmann donne le nom de « noyau basilaire » à cet élément.

Jensen (*46*) retrouve comme parties constitutives des ampoules les plus jeunes deux formes de cellules : les unes à grands noyaux arrondis, les autres à petits noyaux étroits; les premières sont les spermatogonies, les secondes les cellules folliculeuses. L'ensemble forme un follicule. C'est aux dépens des cellules à noyaux étroits que se constituent les nouvelles ampoules. Certaines de ces cellules doivent donc se transformer en spermatogonies, ainsi que l'avaient pensé déjà Semper et Herrmann. Plus tard les spermatogonies d'une ampoule se disposent en une couche périphérique, tandis que les cellules à noyaux étroits forment en dedans des spermatogonies une couche centrale. Par multiplication des spermatogonies dans le sens radial de l'ampoule se produisent ensuite des colonnes cellulaires, à l'extrémité interne de chacune desquelles il y a une cellule ou plutôt un noyau, le « noyau folliculaire ». Ce noyau ne se divise nullement, comme l'ont affirmé Semper et Herrmann, pour former les colonnes cellulaires dont il vient d'être question. Il ne disparaît pas ensuite, comme Semper l'a pré-

tendu, mais se déplace, et, de central qu'il était, devient périphérique, venant ainsi former à l'extrémité externe de la colonne cellulaire considérée le noyau cellulaire recouvrant, le noyau basilaire, connu de Semper et d'Herrmann.

Le noyau folliculaire est, chez les Sélaciens, la formation que Jensen a voulu retrouver dans tous les cas qu'il a étudiés et qu'il a appelée le « cytophore ». Seulement, dit Jensen, tandis que chez les Invertébrés le cytophore est formé par la partie centrale du spermatogemme, laquelle a subi une dégénération, chez la Raie il a une autre origine, puisque nous le voyons représenté par la cellule folliculeuse, qui manque complètement aux Invertébrés examinés.

D'après Swaen et Masquelin (*34*), les ampoules primordiales une fois formées, les cellules folliculeuses et les ovules mâles sont des éléments bien distincts qui ne se transformeront plus les uns dans les autres. Sur ce point, ces auteurs sont donc en contradiction avec les observateurs qui précédent. Les deux espèces de cellules sont bien distinctes et le restent continuellement. La division des ovules mâles se fait d'abord tangentiellement, puis radiairement; de là résultent des colonnettes cellulaires, qui sont les spermatogemmes. Chaque spermatogemme est coiffée par la cellule folliculeuse, qui a été refoulée en dedans; le protoplasma de la cellule folliculeuse se prolonge sur l'extrémité interne ou centrale de la spermatogemme, et la recouvre en l'individualisant dans une certaine étendue. Contrairement à Semper et à Herrmann, Swaen et Masquelin nient que la cellule folliculeuse se divise pour donner lieu à deux éléments dont l'externe est un spermatocyte, l'interne conservant les caractères de la cellule-mère. A un certain moment paraissent les cellules basilaires. Ce sont les cellules folliculeuses engagées entre les spermatogemmes et même les cellules folliculeuses internes qui glissent vers la paroi conjonctive et qui viennent prendre par rapport aux faisceaux de spermatozoïdes une position basilaire. D'après les auteurs, il y aurait plus de cellules folliculeuses qu'il n'y a de spermatogemmes; par suite, outre que chaque spermatogemme est coiffée à son extrémité centrale d'une cellule folliculeuse, elle peut offrir à son côté, dans l'interstice qui la sépare de la spermatogemme voisine, une autre cellule folliculeuse. Quand chaque spermatogemme a gagné sa cellule basilaire, les autres cellules folliculeuses non émigrées s'atrophient, disparaissent. Dès lors une nouvelle période de développement commence; la multiplication des cellules séminales va se faire de telle sorte que les colonnes cellulaires qui forment les spermatogemmes ne s'allongeront plus en direction radiale, mais s'épaissiront perpendiculairement à cette direction.

Sanfelice (7) trouve que les ampoules moyennement développées montrent à la périphérie des cellules germinales, et entre celles-ci, des spermatoblastes disposés en plusieurs séries. Puis viennent des noyaux plus ou moins allongés, les noyaux folliculaires de Swaen et Masquelin, rangés en deux séries et dont quelques-uns s'insinuent vers la périphérie entre les spermatoblastes. Une ampoule jeune est constituée seulement de noyaux folliculaires. La transformation des noyaux folliculaires en spermatoblastes se fait de la périphérie vers le centre, mais quelques-uns restent non trans-

formés à la périphérie sous forme de cellules germinales destinées à produire un nouvel épithélium, quand celui-ci a donné les spermatozoïdes. Les noyaux folliculaires sont destinés à se transformer en définitive en spermatoblastes; leur nombre diminue en effet à mesure que l'ampoule s'agrandit, et dans les ampoules très développées il n'y a plus du tout de noyaux folliculaires.

Arthropodes.

La spermatogénèse des Arthropodes a été de la part de Gilson (*47*) l'objet de recherches très étendues. En outre, nous citerons, parmi les recherches les plus récentes et aussi les plus importantes pour nous, celles de G. Herrmann (*48*) sur les Crustacés édriophthalmes, un travail de Stuhlmann (*49*) et un autre de G. W. Müller (*50*) sur la spermatogénèse des Ostracodes, les observations de Wielowieyski (*51*), les travaux de V. La Valette Saint George (*52*, *52 bis*, *52 ter*) sur la plupart des ordres d'Insectes, le mémoire de Henking (*53*) sur le *Pyrrhocoris apterus*, les notes de Beauregard (*54*) sur la Cantharide, de Verson (*55*) sur le *Bombyx mori*, de Heymons (*56*) sur l'ébauche hermaphrodite du testicule chez la Blatte.

Nous ne pouvons songer ici à présenter même le résumé des recherches de Gilson; nous nous contenterons de résumer ses conclusions mêmes, dont certaines renferment des données spécialement intéressantes à notre point de vue.

Gilson nous montre que la lignée d'une métrocyte (cellule-mère séminale) comprend deux sortes d'éléments distincts. La première, représentée par les noyaux qui conservent l'aspect qu'ils ont pendant la période cinétique, constitue l'élément fertile ou proliférateur. Elle doit donner naissance en dernière analyse aux spermatozoïdes. La seconde comprend les noyaux modifiés, et forme l'élément stérile, simple satellite du premier pendant toute l'évolution. Quoi qu'il en soit du mode de division de l'élément proliférateur, le protoplasme appartenant à l'élément stérile reste toujours indivis; on le voit s'insinuer entre les cellules coloniales et plus tard entre les spermatozoïdes. L'élément-satellite est donc un reste de la cellule-mère, et dans certains cas même de la cellule-mère la plus primitive, l'un des deux noyaux-filles de cette cellule se transformant en noyau-satellite.

Chez les Crustacés décapodes et stomatopodes les cellules-mères séminales se forment aux dépens d'une masse multinucléée indivise, d'un plasmodium qui se différencie en cellules prolifératrices et en une masse à noyaux quiescents; celle-ci représente la cellule stérile du cas précédent, et peut être appelée « plasmodium restant », de même que l'élément stérile de tout à l'heure pouvait porter le nom de « cellule-reste » de la cellule-mère. (Gilson, *la Cellule*, t. IV, f. 1, p. 23 et suiv.)

Gilson examine (*loc. cit.*, p. 37) la signification du noyau-satellite et de la masse de protoplasme qui l'accompagne. Il discute une théorie de Sedgwick-Minot sur laquelle nous reviendrons, et d'après laquelle le noyau-satellite serait l'élément femelle du noyau primitif de la cellule-mère séminale qui lui a donné naissance. Il accorde que l'origine du noyau-satellite

aux dépens de l'un des deux premiers noyaux formé dans la métrocyte plaide en faveur de la théorie de Minot. Mais il n'en est pas de même des faits suivants : 1° L'existence du noyau femelle est loin d'être générale. Les Myriapodes, les Arachnides et les Crustacés n'en possèdent pas; les Insectes seuls, parmi les Arthropodes, en sont munis. 2° Il existe chez certains types, chez les Isopodes par exemple, des noyaux-satellites des spermatozoïdes qui ne dérivent pas du noyau d'une métrocyte-mère des cellules séminales, mais qui viennent du dehors. Gilson rejette en définitive la signification d'élément femelle imposée par Minot à cet élément énigmatique, et le met en rapport avec la nutrition, l'appelant « noyau de la cellule nourricière », « noyau du plasmodium nourricier », ou simplement « noyau nourricier », ou même se contente, pour ne rien préjuger sur ses fonctions, de le nommer « noyau-satellite ».

Wielowieyski rejette pour le cas de l'*Asellus aquaticus* l'opinion de Gilson, suivant laquelle un des noyaux-filles de la cellule-mère primordiale resterait jusqu'à la fin du processus spermatogénique tout à fait inaltéré, pour se dissoudre enfin. Suivant l'auteur, l'apparition de ce noyau est dû à des causes tout artificielles. Chez les Insectes cependant, Wielowieyski admet la réalité des noyaux-satellites; il explique leur présence tout autrement que Gilson, bien qu'il admette que ces formations, qui constituent autour des faisceaux de spermatozoïdes un épithélium très aplati, proviennent des mêmes métrocytes ou cellules-mères que les jeunes spermatozoaires qu'elles renferment.

Des descriptions de V. La Valette Saint George nous relèverons surtout un fait qui nous intéresse spécialement. La membrane kystique qui entoure le spermatogemme c'est-à-dire l'amas de cellules séminales ou spermatocytes, et qui en fait un kyste spermatique ou spermatocyste, est formée de cellules qui doivent leur origine à une division de la cellule-mère ou spermatogonie; les deux premiers noyaux-filles de la cellule-mère sont ceux de la première cellule séminale, c'est-à-dire du premier spermatocyste, et celui de la première cellule de la membrane kystique (V. La Valette Saint George, *52 bis*, p. 427, fig. 1, *a*). Les cellules kystiques des Insectes jouent le même rôle que la cellule recouvrante des Eponges, que le cytophore des Vers et des Mollusques, que la cellule kystique (cellule folliculaire) des Sélaciens, que la cellule pédieuse des Mammifères, qui toutes en dernière analyse proviennent de la spermatogonie; ce rôle est la fixation du spermatogemme (*loc. cit.*, p. 430).

Un seul point mérite d'être signalé à notre point de vue dans le travail de Verson. C'est cette assertion que, dans chacun des compartiments qui constituent le testicule du Bombyx, existe une grosse cellule unique, la cellule germinative, de laquelle tout procède. Le reste de la description de l'auteur est trop spécial pour que nous puissions songer à le rapporter ici.

Henking, chez *Pyrrhocoris apterus*, voit les cellules séminales primordiales, les spermatogonies, unies en un rachis central, et entourées par une membrane kystique anhiste, mais ne trouve aucune cellule comparable à un élément satellite ou à une cellule kystique.

D'après Heymons, il y a dans l'ébauche génitale mâle de la Blatte des éléments épithéliaux et des cellules génitales. Ces deux sortes d'éléments s'agencent en follicules testiculaires, dont chacun est formé d'une enveloppe de petites cellules épithéliales et d'un contenu de cellules génitales. Les cellules génitales demeurées entre les follicules et non employées à leur formation peuvent se différencier en véritables œufs. Il y a donc là un cas d'hermaphrodisme vrai.

Relevons dans les travaux de Stuhlmann et de G. W. Müller sur la spermatogénèse des Ostracodes les faits suivants. Dans les parois du testicule de *Notodromas*, Stuhlmann a vu des noyaux qu'il considère comme des restes d'un tube cellulaire; ces noyaux ne se seraient pas transformés en grandes cellules testiculaires. Müller regarde ces noyaux comme des éléments migrateurs. Il trouve d'autres éléments, pourvus d'un corps cellulaire réduit et d'un noyau très nettement vésiculeux, dont il fait des cellules-mères égarées, en voie de destruction. En outre, il existe des noyaux allongés appartenant indubitablement à la paroi du testicule. Le coussinet germinatif (*Keimlager*), qui est situé au point de jonction des quatre tubes testiculaires, se compose d'éléments dont les uns se transforment en cellules-mères, les autres ne subissant pas cette transformation. Ces derniers sont sans doute l'origine des noyaux allongés que présente la paroi du testicule, sans que l'on puisse affirmer que ces noyaux allongés sont des éléments ayant perdu la propriété de se transformer en cellules-mères. Quant aux cellules migratrices que l'on trouve dans les tubes testiculaires, une partie d'entre elles se détruit, et sert de nourriture aux spermatozoïdes.

Mollusques.

Ce sont presque exclusivement les Gastéropodes qui ont été étudiés. La spermatogénèse, chez les Mollusques, a donné lieu aux travaux de Keferstein (*57*), Duval (*58*, *58 bis*), Bloomfield (*41*), Jensen (*46*), V. Brünn (*59*), Platner (*60*), Rouzaud (*61*), Garnault (*62*), Robert (*63*), Koehler (*64*), Sabatier (*65*).

Duval, V. Brünn, Brock (*66*), Robert, Koehler, Sabatier ont examiné les phénomènes remarquables de la spermatogénèse dans le cas de double forme des spermatozoïdes chez la Paludine, chez les Prosobranches exotiques, chez les Murex, chez l'Élédone; ces phénomènes méritent d'être envisagés séparément [1].

On peut résumer de la façon suivante les recherches de Duval. Dans le protoplasma de la cellule-mère ou ovule mâle naissent, par voie endogène, des noyaux autour desquels se délimite une couche protoplasmique; les cellules-filles ainsi formées viennent bourgeonner à la surface de la cellule-mère. Les cellules-filles se différencient en spermatozoïdes et demeurent fixées au noyau de la cellule-mère ou « noyau principal » qui seul persiste,

1. On trouvera dans Jensen (*loc. cit.*, p. 1 et suiv.) un aperçu des opinions les plus anciennes.

le protoplasma de cette cellule s'étant complètement détruit. Le noyau de la cellule-mère finit par disparaître lui-même.

Pour Bloomfield, la cellule-mère ou « spermatospore » se divise en un certain nombre de cellules-filles ou spermatoblastes, destinées à donner après divisions les spermatozoïdes. Une des cellules issues de la division de la spermatospore demeure cependant stérile et ne subit pas de partitions ultérieures; elle forme un élément nucléé sur lequel sont fixés les spermatozoïdes et que pour cette raison l'auteur appelle « spermblastophore » ou plus simplement « blastophore ».

Chez *Triopa clavigera*, Jensen a vu les spermatogonies ou cellules-mères primordiales se diviser complètement pour former un spermatogemme ou amas de cellules-filles. Chacune des cellules internes de cet amas se détruit, subit une véritable résolution en une substance claire et transparente qui représente le blastophore de Bloomfield, appelé par Jensen « cytophore », suivant la terminologie proposée par V. La Valette Saint George.

V. Brünn chez la Paludine décrit les faits suivants. Il existe, tapissant la face interne des tubes testiculaires, une couche protoplasmique nucléée correspondant à un grand nombre de spermatogonies fusionnées en un plasmodium. Par division directe des noyaux-mères y contenus se forment des noyaux-filles, tandis que la partie du noyau-mère, qui reste après que les noyaux-filles ont pris naissance, demeure pour constituer un nouveau noyau-mère pour la génération suivante. Les noyaux-filles se divisent par division indirecte, ou bien donnent naissance à des spermatozoïdes vermiformes, ou bien continuent à subir des phénomènes de division et fournissent finalement les spermatozoïdes filiformes.

Platner a montré qu'à côté des cellules volumineuses qui représentent les spermatogonies il existe des éléments à noyau très gros, riche en chromatine et d'un aspect tout à fait caractéristique, qu'il appelle « cellules basales », et qui ont pour origine les spermatogonies elles-mêmes. Ces cellules basales correspondent aux ovules mâles de Duval, au résidu du noyau-mère de V. Brünn. Suivant Platner, qui partage en cela l'opinion de Duval, ces éléments, après avoir pendant un certain temps occupé la base des faisceaux de spermatozoïdes, d'où leur nom de cellules basales, s'atrophient et disparaissent.

Nous pouvons ici faire observer que dans un travail sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés [1], où nous n'avions pas en vue cependant la morphologie de la glande hermaphrodite, nous avons été amené incidemment à considérer ces cellules basales comme des éléments quiescents, et à les opposer aux cellules-mères ou spermatogonies, lesquelles prolifèrent activement. Nous disions : « Quant à élucider l'origine soit des cellules au repos, soit des cellules-mères ou spermatogonies, je n'en ai pas eu le loisir; je suis donc muet sur la nature des liens de parenté qui pourraient les unir. D'autres études me disposent seulement à croire que ces

1. *Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule*, t. IV, 1er fasc.

deux types cellulaires sont liés génétiquement : le premier terme de la lignée cellulaire qui représente l'un des types cellulaires, la spermatogonie en un mot, serait fourni, à une époque antérieure à la spermatogénèse proprement dite, par l'autre type cellulaire, par la cellule basale ou ovule mâle, plus tard inactive, et qui par suite prendrait l'aspect tout spécial d'une cellule au repos; ces deux types cellulaires ne seraient ainsi que des formes d'une seule et même sorte. »

Rouzaud, adoptant les vues d'ensemble et la terminologie de Sabatier, décrit de la façon suivante les phénomènes de la spermatogénèse. Les ovules mâles, qui correspondent aux œufs, donnent par division des cellules volumineuses ou « protospermatoblastes »; ceux-ci fournissent par bourgeonnement, avec genèse libre de noyaux, des grappes de cellules plus petites ou « deutospermatoblastes ». Les grappes de deutospermatoblastes, qui entourent toujours le noyau du protospermatoblaste, se transforment en spermatozoïdes, et chaque deutospermatoblaste, au lieu de ne donner qu'un filament spermatique, se transforme en un paquet de ces filaments.

Garnault, qui étudie le Cyclostome, dit que le noyau que Duval a considéré comme le noyau-mère, et qui est sans doute aussi la cellule basale de Platner, n'existe pas chez le Cyclostome d'une façon constante; lorsqu'on le trouve, il doit être considéré comme un jeune ovule mâle.

Nous avons vu plus haut que, d'après les recherches de V. Brünn, le mode de formation des spermatozoïdes vermiformes et celui des spermatozoïdes filiformes chez la Paludine seraient différents : les spermatozoïdes vermiformes appartiendraient à une génération cellulaire plus ancienne que les seconds. On connaît du reste la conception ingénieuse de V. Brünn, qui a fait de ces spermatozoïdes vermiformes les représentants, dans le testicule de la Paludine, des œufs qui se développent dans la glande hermaphrodite des Gastéropodes pulmonés.

Les recherches de V. Brünn ont été reprises chez les *Murex* et les vues qu'il a émises ont été développées par notre ami le Dr Koehler, chargé de cours à la faculté des sciences de Lyon. Voici quelles sont les conclusions de son travail. « Chez les Gastéropodes pulmonés (*Arion*, *Helix*), les cellules-mères des produits spermatiques, ou spermatogonies, proviennent de noyaux irrégulièrement disséminés dans une couche de protoplasma qui tapisse la face interne des tubes testiculaires. L'ensemble de ces noyaux et du protoplasma correspond à l'épithélium embryonnaire régulier de ces tubes et représente des cellules sexuelles primordiales. Il est probable que ces noyaux donnent aussi naissance, et directement, aux éléments particuliers qu'on désigne sous le nom de cellules basales. »

« Chez les Murex, ces noyaux disposés de la même manière donnent naissance à deux catégories bien distinctes d'éléments; les uns sont des cellules volumineuses à contours définis, qui sont les cellules-mères des spermatozoïdes vermiformes; les autres sont des cellules plus petites, dépourvues de membrane, qui sont les cellules-mères des spermatozoïdes filiformes ou spermatogonies : celles-ci subissent les transformations ordinaires en spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes ».

A ces conclusions nous ajouterons encore ce qui suit, comme très important à notre point de vue. Je n'ai pas pu reconnaître exactement, dit Koehler, l'origine des cellules basales (qu'il serait préférable d'appeler noyaux basilaires); cependant je serais disposé à admettre pour ces éléments une origine un peu différente de celle qu'indique Platner, qui les fait provenir des spermatogonies. Je croirais plutôt que les noyaux-mères pariétaux donnent directement naissance aux cellules basilaires, et que celles-ci sont sœurs des spermatogonies. Dans le testicule des *Murex*, j'ai rencontré, dit d'autre part Koehler, outre des noyaux-mères des éléments séminaux, çà et là, mais rarement, dans le protoplasma pariétal, des noyaux plus volumineux, fortement granuleux et se colorant très vivement par les réactifs (pl. VI, fig. 3, *a*). Ces gros noyaux sont peut-être identiques aux cellules basales des Pulmonés, mais dans tous les cas ces éléments sont beaucoup moins nombreux dans le testicule des *Murex* et ils ne se trouvent pas à la base des spermatozoïdes filiformes comme c'était le cas chez ces Mollusques.

Les notes de Sabatier et de Robert ne nous présentent rien qui mérite d'être relevé, si ce n'est la mention de la double forme de spermatozoïdes chez l'Élédone (Sabatier), et tout au contraire celle de l'existence d'un double mode de spermatogénèse chez l'Aplysie pour une forme de spermatozoïdes unique (Robert).

Tuniciers.

Roule (*68*), qui, pour les Tuniciers, a reproduit les données de Sabatier, décrit des spermatospores, par bourgeonnement desquelles se forment des protospermoblastes dont l'ensemble constitue le « polyblaste »; les protospermoblastes, pour former le polyblaste, se montrent rassemblés autour d'une cellule centrale (protoblastophore de Sabatier), qui est une cellule un peu plus volumineuse que les autres, à protoplasma grossièrement granuleux, et qui correspond sans doute au reste de la spermatospore primitive. Les cellules les plus internes du polyblaste subissent une dégénérescence. Les autres protospermoblastes fournissent des deutospermoblastes desquels dériveront les spermatozoïdes.

Bolles Lee (*68*), dans son travail comparatif sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires, trouve que l'œuf et le spermatozoïde appartiennent à des générations équivalentes. Le stade de polyblaste, si répandu ailleurs, fait en effet défaut ici; l'élément mâle ne paraît nullement résulter de processus de division ou de fractionnement plus souvent répétés que dans le cas de l'élément femelle. L'un et l'autre proviennent de cellules-mères homologues; l'un et l'autre sont produits pâr des processus endogènes; l'un et l'autre proviennent de la même région de la glande, c'est-à-dire de l'intérieur, et tous deux se portent à la surface pour achever leur développement. Les deux éléments diffèrent cependant par leur mode de formation, en ce que l'œuf dérive du noyau, le spermatozoïde étant de provenance extra-nucléaire, ainsi que l'a énoncé Sabatier.

D'après Maurice (*69*), chaque lobe testiculaire de *Fragaroïdes auran-*

tiacum est formé par un épithélium extérieur enveloppant et par une masse interne de cellules arrondies ou cellules-mères des spermatozoïdes. L'auteur rappelle que pour E. van Beneden et Julin l'épithélium plat enveloppant représente la couche folliculeuse d'un follicule ovarien. « Seulement, disent les auteurs, les cellules, au lieu d'envelopper individuellement chaque spermatogonie et ses dérivés, entourent toute la masse spermatogène. Dans l'ovaire au contraire, les cellules folliculeuses sont interposées au début entre les ovules primordiaux de l'épithélium germinatif. »

Vers.

L'histogénèse du testicule a été étudiée : chez les Turbellaries rhabdocèles et dendrocèles par Hallez (*70*), par V. Graff (*71*) et par Jensen (*46*); chez les Némertes par Sabatier (*72*) et par Bolles Lee (*73*); chez l'Oxyure par Löwenthal (*74*), chez l'Ascaride du cheval par plusieurs auteurs, surtout par E. van Beneden et Julin (*75*) et par O. Hertwig (*76*); chez les Acanthocéphales par Hamann (*77*); chez les Chétognathes par O. Hertwig (*78*) et par Bolles Lee (*79*); chez la Branchiobdelle par Voigt (*80*); chez les Annélides par un assez grand nombre d'observateurs, principalement par Bloomfield (*81*), Jensen (*46*), Vejdowsky (*82*).

Hallez constate que le cytophore, c'est-à-dire la masse protoplasmique qui supporte les éléments séminaux, tantôt ne renferme aucun noyau, tantôt en contient plusieurs, et cherche à expliquer cette constitution variable.

V. Graff trouve que les vésicules testiculaires sont formées chacune par une cellule unique; celle-ci se partage en un amas arrondi de cellules, qui donnent plus tard naissance à un faisceau de spermatozoïdes. L'auteur figure un cytophore auquel sont appendus les faisceaux de spermatozoïdes.

Selon Jensen, les spermatogonies se divisent incomplètement chez *Plagiostomum vittatum*, de telle sorte que les cellules-filles disposées radiairement communiquent les unes avec les autres au centre du spermatogemme. On peut distinguer dans chacune de ces cellules-filles ou spermatocytes une portion externe destinée à devenir le spermatozoïde et une portion interne ou cytophorale. Les portions cytophorales des divers spermatocytes peuvent soit demeurer isolées, soit se fusionner pour former le cytophore, qui est par suite une masse protoplasmique anucléée.

La description de Löwenthal ne renferme aucun point qui nous intéresse spécialement, et nous ne l'avons signalée que pour mémoire.

Les travaux de E. van Beneden et Julin et de O. Hertwig sont au contraire de la plus haute importance, en ce qu'ils nous présentent un type simple, étudié à fond, de la spermatogénèse.

Quand on examine le contenu du tube testiculaire depuis l'une de ses extrémités jusqu'à l'autre, on remarque qu'aux deux extrémités les cellules sont en voie de division active, au lieu qu'entre ces deux extrémités les noyaux sont au repos. E. van Beneden et Julin ont distingué par suite trois régions (formative, de maturation, de multiplication) dans le tube testicu-

laire. O. Hertwig les appelle zone germinative, zone d'accroissement, et zone de maturation ou de division. Dans la zone germinative se trouvent de petites cellules protoplasmiques où l'on trouve souvent des figures de division. Au contraire la zone d'accroissement se caractérise par l'absence de figures de division; le noyau se trouve absolument à l'état vésiculeux et au repos; le volume du corps cellulaire est décuplé par le dépôt de matériaux de réserve. Dans la zone de maturation ou de division, il se fait de nouveau une multiplication cellulaire; chaque cellule, au moyen de deux divisions, qui se succèdent immédiatement, se partage en quatre éléments, qui se transforment directement en spermatozoïdes fécondants. Les cellules les plus jeunes, comparables à de jeunes œufs, sont les spermatogonies de La Valette Saint George, les cellules séminales primordiales de O. Hertwig; les cellules produites par la division des précédentes qui se trouvent dans la zone d'accroissement et dans la zone de maturation sont les spermatocytes de La Valette, les cellules-mères de Hertwig; les cellules-filles issues de la quadripartition des précédentes, qui vont se transformer en spermatozoïdes, répondent aux spermatides de La Valette et sont les cellules séminales de O. Hertwig. On voit que le processus de la spermatogénèse des Ascarides se déroule d'une façon très simple; il n'y a qu'une seule catégorie d'éléments qui aboutissent tous à la forme spermatozoïde. Notons cependant qu'E. van Beneden et Julin avaient cru trouver dans la région formative du tube testiculaire des « globules résiduels », dont ils auraient fait à tort des globules polaires éliminés par les cellules séminales primordiales, tandis qu'O. Hertwig a fait voir clairement que ce n'étaient là que des cellules atrophiées en voie de disparition.

Sabatier reproduit dans son travail sur les Némertiens les vues que nous avons exposées plus haut.

Bolles Lee trouve que la spermatogénèse des Némertes se fait régulièrement de la périphérie vers le centre du sac spermatique, de telle sorte que l'on trouve en procédant de dehors en dedans des générations successives d'éléments séminaux issus les uns des autres par division, que l'on pourrait appeler, conformément à la terminologie de La Valette Saint George, spermatogonies, spermatocytes, spermatides et spermatosomes ou spermatozoïdes.

Chez les Chétognates, O. Hertwig a montré que les cellules sexuelles primordiales sont au nombre de deux, munies de grands noyaux vésiculeux; puis ces cellules se divisent pour donner quatre cellules, dont deux sont initiales des ovaires, les deux autres initiales des testicules. « Ainsi, dit O. Hertwig, chacune des deux cellules sexuelles primordiales réunit en elle-même le matériel du futur ovaire et du futur testicule dont la séparation a lieu lors de la première division de cette cellule. »

D'après les observations de Bolles Lee, les amas cellulaires séminaux, ou polyplastes, qui constituent le jeune testicule de *Sagitta* sont semblables à ceux de *Lumbricus*. Le polyplaste est une masse protoplasmique périphériquement nucléée, dépourvue de noyau en son centre, dont les noyaux périphériques n'appartiennent pas d'abord à des territoires cellulaires bien

distincts, de sorte que le polyplaste représente une cellule plurinucléée. La masse plasmique centrale représente le blastophore de Bloomfield. Quand la spermatogénèse s'est faite, le blastophore prend la forme d'une ou de plusieurs boules qui, lors de la dissémination des spermatozoïdes ou même auparavant, sont résorbées.

Hamann nous apprend que chez les Acanthocéphales les cellules qui composent les balles testiculaires sont toutes semblables et toutes fertiles.

Voigt, dans un travail considérable sur la spermatogénèse de la Branchiobdelle, consacre les lignes suivantes à la question de l'origine du cytophore (« cellule blastophorale » de Bloomfield). « On est d'avis que cette formation doit être regardée comme une cellule, quoique la plupart des observateurs s'accordent à dire que l'on ne peut y découvrir de noyau. L'examen chez la Branchiobdelle m'a montré que le cytophore n'est pas une cellule, mais une formation de nature spéciale, due à une division cellulaire incomplète lors de la naissance de la spermatogonie. Voigt compare la spermatogonie à l'œuf jeune, et fait même un rapprochement entre la façon dont elle s'isole de la cellule sexuelle (par un pédoncule qui se rompt ensuite et laisse sur la cellule sexuelle un petit orifice) et la manière dont se forme le micropyle de certains œufs. Chaque spermatogemme formé par la multiplication d'une spermatogonie demeure entouré par la membrane de cette dernière; des spermatocytes qui composent le spermatogemme, cette membrane se prolonge sur le cytophore; il en résulte que chaque spermatocyte ou même plus tard chaque spermatide communique avec le cytophore par un pédicule creux, et que par conséquent le cytophore peut être absorbé par les cellules séminales et servir à leur nutrition.

Avant Bloomfield, le corps central, sur lequel sont fixés les éléments séminaux en voie de développement ou les spermatozoïdes mûrs, avait été interprété de deux manières bien différentes. Meckel, qui avait étudié des Mollusques gastéropodes, avait été amené, ainsi que les auteurs qui après lui s'adressèrent au même objet, à dire que le corps central n'est autre que l'une des cellules de la glande, et particulièrement la cellule-mère des éléments séminaux elle-même. Kölliker, non seulement chez les Mollusques gastéropodes mais encore chez les Annélides, et d'autres auteurs qui examinèrent des Annélides refusèrent au corps central la valeur d'une cellule, n'y trouvant qu'une masse albuminoïde granuleuse, et en firent un reste, en voie de réduction, de la cellule-mère, après que celle-ci s'est divisée. Telle fut, après Kölliker, la manière de voir de Claparède et celle de V. La Valette Saint George, qui proposa pour le corps central le nom de « cytophore », c'est-à-dire de masse supportant des spermatocytes.

Bloomfield chez le Ver de terre arriva à des résultats essentiellement pareils à ceux de Kölliker. Il appela spermatospores les spermatogonies; par division du noyau des spermatospores naissent les spermatosphères ou spermatopolyblastes, dont les éléments constituants sont des spermatoblastes qui se transformeront en spermatozoïdes; le cytophore ou spermblastophore ne contient pas de noyau; c'est un simple reste du protoplasma de la cellule-mère. Les données de Bloomfield furent confirmées par Nasse pour les Tubificides.

Pour Jensen, la division de la cellule spermatogoniale est incomplète chez *Clitellio* et se fait de telle sorte que les cellules-filles communiquent les unes avec les autres au centre du spermatogemme, d'où leur disposition radiée autour de ce centre. Le cytophore est dû à la destruction de la partie centrale du spermatogemme; il ne représente nullement la cellule-mère persistante. Le cytophore est ici nucléifère, parce qu'il est formé par des cellules complètes appartenant aux régions centrales du spermatogemme. Mais on peut aussi trouver un cytophore sans noyau, formé par accumulation du protoplasma des cellules séminales au centre du spermatogemme.

Vejdovsky chez *Pachydrilus Pagenstecheri* et chez *Stylaria lacustris* communique ce qui suit. Les spermatocytes effilés à leur extrémité centrale irradient autour d'un centre et se confondent par leurs extrémités centrales en une masse granuleuse qui est le cytophore. Ce cytophore est d'ailleurs de constitution variable : tantôt il est homogène et sans noyau, et se colore d'une façon diffuse par le picrocarmin; tantôt il est pourvu de quelques noyaux, se colorant faiblement, dont l'auteur ne connaît pas l'origine.

Echinodermes.

Chez *Cucumaria frondosa*, d'après Jensen (*46*), il n'existe absolument aucun cytophore, ni même de portions cytophorales; aucun spermatocyte ne se détruit en effet pour former le cytophore, et d'autre part chaque spermatocyte se transforme *in toto* en spermatozoïde. Toute la masse spermatocytique repose seulement sur les spermatogonies, de sorte que l'on pourrait dire que les spermatogonies représentent le cytophore.

Cœlentérés et *Spongiaires.*

Korotneff (*83*) retrouve chez *Alcyonella* les quatre générations cellulaires distinguées par V. La Valette Saint George dans le développement des spermatozoïdes en général (spermatogonies, spermatocytes, spermatides, spermatosomes).

Von Lendenfeld (*84*) a eu l'occasion d'examiner à plusieurs reprises les organes génitaux d'un grand nombre de Cœlentérés. Ce qu'il faut retenir des descriptions qu'il donne de la spermatogénèse, c'est que les cellules-mères spermatiques sont toutes semblables et qu'il n'y a aucune formation comparable à un cytophore.

Mais ce sont surtout les recherches de Polejaeff (*85*) et de Fiedler (*86*) sur la spermatogénèse des Spongiaires, pour ne citer que les plus récentes, qui renferment des documents intéressants.

Polejaeff a trouvé chez les Éponges calcaires que les cellules-mères séminales possèdent deux noyaux; une partie périphérique du protoplasma appartient à l'un des noyaux, la partie centrale du protoplasma à l'autre noyau. La partie centrale et le noyau correspondant forment ensemble la « cellule séminale primordiale »; la partie périphérique avec son noyau constitue la « cellule recouvrante ». Cette distinction et ces dénominations

sont justifiées, parce que la cellule centrale se divise et fournit des cellules-filles qui se transforment en spermatozoïdes, tandis que la cellule périphérique ou recouvrante n'éprouve aucune division, et entoure de son protoplasma disposé en couche extrêmement mince à la manière d'une capsule les produits de la prolifération de la cellule séminale primordiale.

Fiedler décrit d'une façon très analogue la spermatogenèse de *Spongilla fluviatilis*. Les cellules qui sont le point de départ de la formation spermatique offrent un noyau unique d'abord, deux noyaux ensuite, d'aspect différent. A chacun de ces noyaux revient une portion déterminée de protoplasma; la partie protoplasmique, qui appartient au noyau le plus périphérique, est disposée sous forme d'une mince enveloppe autour de l'autre; nous avons donc en somme deux cellules, l'une enveloppante (« cellule recouvrante » de Polejaeff), l'autre enveloppée (« cellule séminale primordiale » de Polejaeff). Cette dernière se divise activement, pour donner finalement naissance aux spermatozoïdes. En même temps on trouve non plus une seule, mais deux ou trois cellules recouvrantes. Fiedler rappelle que Waldeyer a comparé les résultats de Polejaeff sur la spermatogénèse des Éponges à ceux obtenus par V. La Valette Saint George sur la formation des spermatocytes chez les Insectes, et que V. La Valette Saint George a souscrit à l'idée d'une telle comparaison; la cellule recouvrante des Éponges, de par son origine commune avec celle de la spermatogonie, de par ses rapports avec celle-ci, est pleinement comparable à la cellule cystique des Insectes.

Dans les nombreux cas que nous venons de passer en revue, la cellule-mère des éléments séminaux ou spermatogonie a été considérée toujours comme le représentant de la cellule-mère ovulaire ou oogonie. Certains auteurs même, Rouget par exemple (*87*), ont rapproché l'œuf de la spermatogonie, sans prendre garde que le premier appartenait à une génération cellulaire d'ordre plus élevé que l'autre et ne pouvait lui être comparé.

Lorsque maintenant, à côté de la spermatogonie et des éléments séminaux qui résultent de sa multiplication, il existe un autre élément, dont on ne trouve pas chez l'adulte les rapports génétiques avec les autres et qui n'a, semble-t-il, avec eux que des relations fonctionnelles de protection et de nutrition, on fait de cet élément une cellule folliculeuse et on lui donne pour correspondant dans le sexe femelle la cellule du follicule de l'œuf. Nous avons vu en effet que cet élément chez les Mammifères a reçu de Benda le nom de cellule végétative, que Swaen et Masquelin, puis Hermann ont prononcé même pour le désigner le terme de cellule folliculeuse. Chez les Amphibiens nous retrouvons des cellules folliculeuses (V. La Valette Saint George, Swaen et Masquelin, F. Hermann, etc.)

unies en une membrane folliculaire. Il en est de même chez les Sélaciens où le noyau basilaire d'Herrmann a été appelé folliculaire par Jensen et par Swaen et Masquelin. Dans le domaine des Invertébrés, nous trouvons dans nombre de groupes un élément que l'on a homologué à la cellule folliculeuse du testicule des Vertébrés et par suite comparé à la cellule folliculeuse de l'ovaire. Tel est l'élément satellite (Gilson) ou cellule cystique (V. La Valette Saint George) des Insectes; le rapprochement que nous indiquons a été fait déjà par La Valette. Telle est encore la cellule recouvrante (Polejaeff) des Éponges. Partout ailleurs, chez les Invertébrés, notre élément folliculeux ferait défaut; ou bien il serait représenté, comme Waldeyer l'a avancé, par cette formation plus énigmatique encore que lui, le cytophore ou blastophore. « On peut, dit Waldeyer à propos du cytophore décrit par Bloomfield chez le Ver de terre, trouver que les dispositions s'accordent avec celles que Brown, Benda, Grünhagen, etc., ont représentées chez les Vertébrés; la cellule centrale répondrait à la cellule de soutien de Grünhagen; seulement ici le rapport serait primitif et n'aurait qu'à se conserver, tandis que d'après Benda par exemple il ne s'établirait que secondairement. » (Waldeyer, *loc. cit.*, p. 262.) Rappelons que le cytophore est tantôt nucléé, tantôt privé de noyau, et qu'il a été considéré soit comme le reste de la cellule-mère qui a produit les éléments séminaux, soit comme dû à la fusion partielle de ces éléments, soit enfin comme le produit de la destruction d'un ou de plusieurs d'entre eux. Nussbaum (*42* et *88*) a développé plus que tout autre cette idée que le follicule ovarien doit se retrouver dans le testicule. Après avoir affirmé l'équivalence de la sphère protoplasmique centrale (cytophore) ou du rachis des animaux inférieurs avec le noyau cystique ou folliculaire des Amphibiens et par suite avec le noyau pédieux des Mammifères, il dit que l'on chercherait en vain chez nombre d'animaux inférieurs des formations homologues de la membrane cystique ou folliculaire. Chez beaucoup d'animaux inférieurs, chaque spermatogonie se divise pour donner un grand nombre de cellules qui se transforment toutes en spermatozoïdes. Chez les supérieurs, on peut dans certains cas faire voir que les spermatogonies outre les spermatocytes fournissent encore par division les cellules de la membrane folliculaire ou cystique, de même que chez les femelles des mêmes espèces l'œuf forme les cellules de la membrane granuleuse (cellules follicu-

leuses). Les processus de formation du follicule sont donc les mêmes dans le cas du testicule et de l'ovaire.

Nous sommes disposé à admettre ces homologies établies entre la cellule de soutien des Mammifères et le noyau basilaire des Sélaciens par exemple, et même peut-être entre ceux-là et le cytophore. Seulement la dénomination commune de cellule folliculeuse, sous laquelle on veut comprendre toutes ces formations est-elle acceptable, et le rapprochement avec la cellule folliculeuse de l'ovaire est-il fondé? C'est que nous allons examiner après avoir présenté la deuxième solution du problème que nous avons posé.

(*A suivre.*)

SUR L'INNERVATION VÉSICALE

Par A. GUÉPIN,

Interne, lauréat des hôpitaux de Paris.

Budge, dont les travaux ont tant contribué à faire connaître l'influence du système nerveux sur l'appareil urinaire, dit quelque part que l'on manque encore d'observations suffisantes en ce qui concerne l'innervation de la vessie. Mais, depuis Budge, il a été fait un certain nombre de recherches qui sans résoudre définitivement la question l'ont éclaircie dans une large proportion.

Vers la partie terminale de la moelle épinière au-dessous du centre génito-spinal, au-dessus du centre ano-spinal, il y a un centre réflexe des mouvements de la vessie. Budge, qui le découvrit et en démontra l'existence, le place (chez le lapin) à la hauteur de la quatrième vertèbre lombaire. — Les recherches cliniques de Vulpian ont permis de le localiser, chez l'homme, dans la portion de la moelle siégeant immédiatement au-dessous de la douzième vertèbre dorsale et, pour Kirchoff, il répondrait à l'émergence des troisième et quatrième racines sacrées. — Ce centre vésico-spinal préside uniquement aux contractions réflexes du corps de la vessie et non à celles du col. Cupressow cependant avait fait la confusion, et néanmoins ce sont ses recherches (chez les animaux) qui servent surtout à prouver que le centre réflexe des mouvements du col vésical est absolument distinct du centre vésico-spinal de Budge. Le centre sphinctérien est situé dans la moelle un peu au-dessous du centre vésical. Encore une fois cette notion de physiologie comparée a pu, grâce à Vulpian, être appliquée à l'homme. Chez lui aussi, il y a dans la substance grise de la moelle un centre réflexe des mouvements vésicaux et un centre réflexe des mouvements des sphincters. Par sphincters, il nous faut entendre l'ensemble des fibres musculaires lisses et striées qui s'étendent du col de la vessie au collet du bulbe. C'est également en s'appuyant sur la clinique que von Beck (1) a pu démontrer que le centre vésico-spinal proprement dit (centre de Budge par opposition au centre sphinctérien de Cupressow) était placé au-dessus du centre ano-spinal. — L'existence du centre vésico-spinal étant

admise dans cette région de la moelle relativement limitée où nous venons de la placer, von Beck a cherché à le localiser plus exactement encore. Il le place au voisinage du noyau de Stilling, vers la partie moyenne et commune des cornes médullaires. — Unique chez l'homme et dans la majorité des espèces animales (lapin, cobaye, chat, etc.), il est, au contraire, double chez le chien. Toutefois pour quelques-uns (Poincarré) il y aurait dans la moelle de l'homme deux centres, l'un pour les actions réflexes, l'autre pour les contractions « à détente céphalique » (Oustaniol). Quoi qu'il en soit, le centre vésico-spinal (nous reviendrons plus loin sur le centre sphinctérien) se trouve en relation d'une part avec la vessie par l'intermédiaire de nerfs sensitifs et moteurs; d'autre part avec l'écorce cérébrale.

Les *nerfs sensitifs* de la vessie sont de deux ordres, spinaux et sympathiques. D'après Nawrocki (2) les premiers se trouvent dans les racines postérieures des quatre premiers nerfs sacrés. Les rameaux sympathiques se trouvent exclusivement au contraire dans les nerfs hypogastriques. Pour Budge, les filets sensitifs de la vessie appartiendraient tous au système sympathique. — De plus ces nerfs seraient uniquement sensitifs. — En un mot, la vessie, et l'urètre postérieur (car ces différents auteurs ne firent point la distinction que nous avons établie en débutant) ne recevraient aucun nerf sensitif de la moelle. Gianuzzi (3) admet comme Nawrocki des nerfs sensitifs spinaux et des nerfs sensitifs sympathiques. Mais ces derniers ne réagiraient que sous l'influence d'une excitation plus forte; — ils transmettraient plus lentement l'impression reçue; ils l'affaibliraient, pour ainsi dire, en ne donnant lieu qu'à un réflexe moteur très atténué. — En outre cette excitation s'accompagnerait toujours d'une violente douleur.

Les *nerfs moteurs* de la vessie et des sphincters appartiennent pour Budge uniquement au système spinal, tandis que pour Gianuzzi, Nawrocki et la majorité des auteurs, ils sont comme les nerfs sensitifs, les uns spinaux et les autres sympathiques. Les expériences de Nawrocki (qui ont porté sur le chat et le lapin) nous donnent une idée du trajet complexe que suivent les filets moteurs pour gagner la vessie. Partis des centres médullaires, ils s'engageraient dans deux voies distinctes :

1° *Voie supérieure*. — Moelle. Quatrième et cinquième racines lombaires. Rami communicantes. Sympathique. Nerfs mésenté-

riques. Ganglion mésentérique inférieur. Nerfs hypogastriques. Plexus hypogastrique. Plexus vésical. Vessie.

2° *Voie inférieure.* — Moelle. Deuxième et troisième racines sacrées antérieures. Nerfs sacrés. Plexus hypogastrique. Plexus vésical. Vessie.

On admet en général que, chez l'homme, les nerfs moteurs spinaux de la vessie viennent des troisième et quatrième racines sacrées antérieures. — En somme, d'après les opinions précédentes tous les nerfs vésicaux, spinaux ou sympathiques, ont leur centre réflexe dans la moelle elle-même et chaque groupe de nerfs n'aboutit pas à un centre spécial. — Du moins si les deux centres existent ils sont superposés. Il n'en est pas de même chez le chien où le centre vésico-spinal se dédouble en un centre supérieur siégeant dans la moelle à la hauteur de la troisième vertèbre lombaire et ne réagissant que sous l'influence de l'excitation des filets sympathiques et en un centre inférieur (cinquième vertèbre lombaire) ne réagissant que sous l'influence de l'excitation des filets médullaires. — Pour Nawrocki, les nerfs de la vessie forment deux systèmes bien distincts physiologiquement : un système médullaire (ou spinal) ayant ses filets moteurs, ses filets sensitifs et son centre dans la moelle; un système sympathique ayant également ses filets moteurs propres, ses filets sensitifs et son centre réflexe indépendant de la moelle dans le ganglion mésentérique inférieur. Arthaud et Duprat (4) sont allés plus loin. Ils disent que (chez le lapin, le cobaye, le rat), le dernier ganglion lombaire paraît être le centre réflexe des mouvements combinés de miction et de défécation et que le premier ganglion sacré paraît être plus spécialement destiné aux incitations purement vésicales.

Les nerfs vésicaux, tant sensitifs que moteurs, tant spinaux que sympathiques, forment chez l'homme, suivant Guinard et Duprat (5), cinq groupes distincts : Le premier groupe vient de la fusion du tronc lombo-sacré avec les première et deuxième paires sacrées et se divise rapidement lui-même. Le second est constitué par des rameaux du plexus hypogastrique; le troisième par des branches du plexus lombo-aortique; le quatrième par des rameaux émanés du ganglion lombaire inférieur; le cinquième enfin, qu'ils nomment vésico-déférentiel, se distribue partie à l'appareil génital et partie au réservoir urinaire. Cette description s'éloigne donc notablement de l'opinion classique formulée par Wertheimer (6). Les nerfs de

la vessie viendraient tout simplement du plexus hypogastrique et se diviseraient en deux ordres de filets; les uns ascendants embrassent les uretères et s'éparpillent pour se distribuer à la face antérieure et à la face postérieure de la vessie; les autres, horizontaux, se dirigent d'arrière en avant sur les côtés des plexus veineux et s'irradient en ramuscules grêles dont une partie pénètre dans l'épaisseur de la vessie, particulièrement au niveau du col et dont une autre va à la prostate. Un de ces filets nerveux peut même être suivi jusqu'à la portion membraneuse de l'urètre (Cruveilhier). Les troncs nerveux n'accompagnent pas les vaisseaux (Guinard et Duprat) et enfin les nerfs vésicaux affectent avec les autres nerfs de l'appareil urinaire (nerfs de l'uretère, de l'urètre et même nerfs génitaux) des connexions intimes qui ont depuis longtemps frappé tous les observateurs. Ces connexions peuvent servir à expliquer certains phénomènes réflexes dont le point de départ est dans une partie quelconque des voies suivies par l'urine, dont le point de départ peut être également dans des organes voisins de l'urètre (glandes de Cowper, vésicules séminales) et dont l'aboutissant est dans un autre point de ces mêmes voies urinaires. Ceci permet de comprendre comment certaines irritations du rein par exemple (calculs, etc.) réagissent sur la vessie et donnent lieu à des phénomènes spasmodiques dont on chercherait en vain la cause dans la cavité vésicale elle-même (7). Dans l'épaisseur même des tuniques vésicales, les nerfs offrent sur leur parcours de nombreux ganglions. Ces petits ganglions dont l'existence est universellement admise doivent jouer un rôle physiologique important. Peut-être sont-ils de véritables centres pour les mouvements réflexes de la vessie? Car après avoir sectionné tous les nerfs, la vessie reste contractile au moment de la mort (Budge). On pourrait alors les comparer, avec juste raison, aux ganglions intracardiaques. « Les nerfs intravésicaux forment un réseau dont les mailles larges entourent les faisceaux musculaires et les vaisseaux. De ce réseau naissent d'autres rameaux formés de tubes à myéline et de fibres de Remack en très petit nombre avec des ganglions extrêmement réduits. Ces rameaux se subdivisent à leur tour pour donner naissance au réseau intra-musculaire. — Le mode de terminaison des nerfs, tant musculaires que muqueux, est encore inconnu. » [Hache (8).] Suivant Sappey, les plexus vésicaux offrent une disposition analogue à celle des plexus de Meissner et d'Auerbach dans l'intestin. —

Lannegrace (Acad. des sciences, 28 mars 1892) a cherché à déterminer par la seule méthode des sections, les différences des fonctions exercées sur la vessie par les nerfs efférents du plexus hypogastrique, à savoir les nerfs hypogastriques sympathiques ou lombaires et les nerfs hypogastriques médullaires ou sacrés.

La simple section des deux nerfs hypogastriques sympathiques ou lombaires ne trouble en rien la miction, ne modifie pas la sensibilité vésicale, ne produit aucun trouble vaso-moteur ou trophique. La section des nerfs hypogastriques sacrés ou médullaires produit une rétention passagère suivie bientôt du rétablissement incomplet de la fonction. La vessie se laisse facilement distendre par l'urine. Elle semble avoir perdu un peu de sa motilité et de sa sensibilité. Elle est de plus le siège de troubles vasculaires et trophiques très intenses qui favorisent la production de phénomènes inflammatoires. Enfin quand on sectionne à la fois les hypogastriques lombaires et sacrés, il y a paralysie du corps vésical et intégrité des sphincters avec l'ensemble des troubles vaso-moteurs, sensitifs et trophiques déjà énoncé.

Il résulte donc de ceci que la vessie est à la fois sous la dépendance du système sympathique et du système spinal et que les nerfs des sphincters doivent être distingués des nerfs vésicaux puisqu'ils ne prennent pas part à la constitution du plexus hypogastrique.

La part que prend la volonté dans l'acte de la miction devait logiquement faire rechercher un centre cortical des mouvements vésicaux. Mais, avant que l'on songeât aux localisations corticales, Budge avait placé dans les pédoncules cérébraux, le centre (cérébral) des mouvements de la vessie. Et il avait remarqué en outre que l'excitation des corps restiformes, surtout à leur partie externe et au voisinage du cervelet, provoquait également les contractions du réservoir urinaire. Plus tard, Affonassiew nia toute action directe du cerveau sur la vessie et attribua les phénomènes observés par Budge à une action vaso-motrice. Mais Ssokownin, puis Nussbaum (9) constatèrent que l'excitation du cerveau qui provoquait les contractions vésicales lorsque les pédoncules cérébraux étaient intacts, restait sans influence après qu'ils étaient sectionnés. L'influence cérébrale devenait évidente, restait à chercher son point de départ. Bochefontaine (10) trouva alors quatre points au moins de la circonvolution qui entoure le sillon crucial (chez le chien) dont l'excitation faradique agit sur l'appareil urinaire.

La miction qui se produit dans ce cas est le résultat immédiat des contractions de la vessie, comme on peut facilement s'en rendre compte en examinant l'organe mis à nu. Cette contraction de la vessie n'est point provoquée par sa distension. Bochefontaine a, en effet, écarté cette cause d'erreur en recueillant l'urine directement de l'uretère. « Ces expériences — dit-il — sont concluantes pour le point auquel je m'intéresse en ce moment, à savoir que la miction causée par la faradisation du cerveau n'est pas le résultat de l'hypersécrétion du rein. » Il fait remarquer, en outre, qu'une excitation faradique unique et passagère ne provoque qu'une très petite contraction de la vessie insuffisante à la débarrasser de son contenu, et que les deux lobes cérébraux paraissent avoir la même action sur le réservoir urinaire. Des faits analogues ont été constatés par F. Franck (11). Betcherew et Mislawsky (12) à qui nous empruntons la majeure partie de l'historique précédent, ont repris l'étude de la question. Chez le chat et le chien, ils ont trouvé une région très limitée de la zone corticale, aux environs de la partie interne du gyrus sygmoïde, en avant et en arrière, dont l'excitation électrique détermine une contraction vésicale. L'excitation du noyau caudé, au voisinage de la couche optique, donne des résultats encore meilleurs. L'excitation des parties moyenne et postérieure de la couche optique reste sans effet, tout comme l'excitation du noyau extra-ventriculaire du corps strié. En revanche, l'excitation des parties de la capsule interne qui confinent à la couche optique (segment lenticulo-optique) provoque des contractions vésicales, tandis que celle des tubercules quadrijumeaux et du cervelet reste sans influence appréciable. En résumé, d'après ces auteurs, le centre volontaire des mouvements vésicaux est placé à la partie antérieure de la couche optique et y occupe un espace très restreint de quelques millimètres d'étendue. Il est en rapport avec la zone corticale (région psychomotrice) par un faisceau de fibres et en rapport également avec le centre médullaire vésico-spinal par un autre faisceau qui passe dans le segment postérieur de la capsule interne. Le centre vésical de la couche optique serait aussi un centre réflexe accessoire pour les mouvements de la vessie provoqués par exemple par l'excitation du nerf sciatique. Sans discuter la valeur de ces conclusions, nous dirons que Geffrier dans un travail antérieur (13) admet également que l'écorce cérébrale envoie au centre vésico-spinal, l'incitation psychique de la volonté par l'intermédiaire

probable des cellules ganglionnaires des hémisphères (corps opto-striés). « Cette incitation consciente — dit-il — influence l'expansion terminale des fibres pédonculaires de la même façon qu'une excitation mécanique, chimique ou électrique. » (Budge.) De tout ceci nous pouvons retenir tout au moins que dans la zone motrice il est une région circonscrite dont l'excitation provoque les contractions vésicales; on ne sait rien des effets de sa destruction.

Quant au parcours des fibres qui relient le pédoncule au centre vésico-spinal il est tout hypothétique. Geffrier dit que les impressions sensitives parties de la vessie suivent pour gagner les faisceaux sensitifs du mésocéphale la substance grise des cornes médullaires. Ce n'est point la voie ordinaire de transmission des impressions sensitives.

Les données anatomiques que nous venons de résumer, acquises surtout grâce aux recherches de la physiologie, retournent au profit de cette dernière science. Et après avoir vu quelle pouvait être la voie volontaire et consciente des mouvements vésicaux, on peut maintenant imaginer quelles seront les voies réflexes de ces mêmes mouvements. Geffrier décrit en effet un arc nerveux volontaire (ou cérébral) constitué par les nerfs sensitifs de la vessie et de l'urètre postérieur — les cornes grises — l'écorce cérébrale — les couches optiques — les cordons antérieurs de la moelle et enfin les nerfs moteurs de la vessie et sphincters, et un arc nerveux réflexe (ou spinal) représenté par les nerfs sensitifs de la vessie et de l'urètre postérieur — les centres de Budge et de Cupressow, les nerfs moteurs qui de ces centres vont à la vessie et aux sphincters. Cette description, peut-être un peu trop simplifiée, un peu trop schématique, pour ainsi dire, ne répond pas tout à fait à l'opinion générale. On admet plutôt deux arcs réflexes aux mouvements vésicaux; l'un est formé par le sympathique, l'autre par le système spinal. Ils jouissent d'une certaine indépendance réciproque bien qu'intimement unis à tous points de vue. Pour quelques auteurs même, il y aurait encore un troisième arc réflexe, représenté comme centre par la couche optique et dont les voies centrifuges et centripètes se confondraient avec celles des deux arcs précédents. Au total, c'est une impression sensitive partie de l'extrémité terminale des nerfs vésicaux et particulièrement de la région du col, qui va provoquer la contraction consciente ou inconsciente de l'organe. La contraction réflexe peut être également provoquée par l'excitation d'un nerf sensitif

quelconque (sciatique); la voie centripète seule est donc changée, et c'est peut-être ainsi qu'il faudrait interpréter l'influence sur la vessie de l'excitation des méninges (Bochefontaine, 14), de l'étage supérieur du pédoncule (Budge) et peut-être également de la partie postérieure de la capsule interne (B. et M.).

Comme nous l'avons déjà dit plus haut, tous les auteurs qui reconnaissent cependant l'existence du centre sphinctérien de Cupressow, ont confondu avec les filets vésicaux ses filets nerveux efférents et afférents. Les expériences précédentes n'éclairent en rien la physiologie des sphincters. Budge avait toutefois remarqué que la section des racines postérieures des dernières paires sacrées (à partir de la troisième) provoquait l'incontinence d'urine. Par conséquent en sectionnant ces racines on interrompt l'arc réflexe des contractions des sphincters. Ce qui, par déduction, semblerait prouver que les nerfs sensitifs spinaux de la vessie gagnent la moelle par les première et deuxième racines sacrées postérieures. — Mais tandis que les impressions vives parties de différents points du tégument provoquent les contractions vésicales, les impressions partant de la région de l'urètre antérieur et parfois du gland, du périnée, etc., provoquent plus ordinairement les contractions des sphincters. Le point de départ du réflexe qui va provoquer la contraction sphinctérienne est donc dans une région relativement circonscrite. C'est en s'appuyant uniquement sur la clinique que notre maître M. Reliquet a pu constater et formuler dans ses leçons (15) que les excitations portant sur l'urètre jusqu'au collet du bulbe ont pour conséquence la contraction des sphincters, tandis que les excitations portant sur l'urètre postérieur et les organes avoisinants (prostate etc.), agissent plutôt en donnant lieu au spasme vésical. De plus il a mis également en lumière cet antagonisme persistant entre le col et le corps de la vessie, antagonisme qui fait que la contraction de l'un entraîne nécessairement la passivité de l'autre. Mais s'il en est ainsi à l'état physiologique, lorsque la flèche qui représente schématiquement la direction des forces développées par les contractions de la vessie (16) tombe directement dans le col vésical, il n'en est plus toujours de même à l'état pathologique lorsque la flèche de contraction vésicale ne vient plus tomber dans le col. La période passive de la miction (pendant laquelle la vessie se remplit d'urine) est la période active des sphincters ; période active inconsciente pour le sujet, mais pouvant devenir consciente dans

l'acte de se retenir d'uriner, au moment où apparaît la sensation du besoin. (Reliquet.)

On ne connaît pas de centre volontaire aux mouvements des sphincters. Et cependant l'existence de ce centre n'est-elle pas, *à priori*, bien plus vraisemblable que celle du centre qui préside aux contractions du corps de la vessie? Un muscle strié ne prouve-t-il pas l'influence prépondérante de la volonté? Ne pouvons-nous pas volontairement nous retenir d'uriner? Oui, et de deux façons : soit en contractant le sphincter urétral et ses muscles adjuvants du périnée ; cette contraction volontaire n'est pas durable et quand elle est incessamment renouvelée, il en résulte vite une fatigue telle de tout cet appareil musculaire que cette contraction n'est plus possible; soit en faisant un effort et dans ce cas l'effort vient permettre de maintenir la contraction des sphincters lorsqu'il y a eu fatigue comme dans le premier cas. Cette notion est de la plus haute importance dans la pratique du cathétérisme (17).

Comment agit enfin le centre cérébral volontaire des mouvements vésicaux? Est-ce en provoquant directement la contraction vésicale? Le mécanisme ne doit pas être aussi simple et l'opinion qui nous paraît la plus satisfaisante est la suivante : Le centre vésical volontaire, ou ce que l'on admet comme tel, en un mot, la volonté agit sur la vessie en inhibant le centre sphinctérien de Cupressow, c'est-à-dire en supprimant tout d'abord l'action des sphincters qui s'oppose à l'écoulement de l'urine; le centre vésico-spinal de Budge reprend alors ses droits; les nerfs sensitifs de la vessie excités transmettent l'impression à la moelle qui réagit sur les nerfs moteurs; la vessie se contracte et se vide. Il faut en effet pour que la vessie se contracte qu'elle ne soit pas absolument vide. Il faut même qu'elle ait atteint un certain degré de distension. N'est-ce pas également ce qui se produit chez l'homme dans la miction volontaire et à l'état physiologique? Le sujet ne peut uriner, malgré ses efforts, si sa vessie n'est point suffisamment distendue (18).

L'influence de la volonté serait donc tout à fait indirecte; la vessie échapperait, pour ainsi dire, à l'influence du cerveau. Et ceci nous explique ce qui se passe dans la chloroformisation. Le premier effet du chloroforme est de diminuer le pouvoir modérateur du cerveau sur la moelle. Dans la narcose incomplète la vessie se contracte d'une façon réflexe avec plus de facilité qu'à l'état de veille; c'est d'ailleurs l'exemple particulier d'une loi générale. Dans

le sommeil complet enfin la vessie reste néanmoins sous l'influence du sympathique. Elle reste encore soumise en particulier à l'influence des petits ganglions placés dans l'épaisseur de ses parois. Elle peut encore se contracter, surtout si elle présente des altérations de ses tuniques. Et la clinique apprend que « lorsque le chloroforme permet de dilater une vessie (contracturée et supposée malade) on doit rechercher la cause de l'excitation de cet organe en dehors de son col et de sa paroi » (19). Cette action spéciale du chloroforme sur la vessie signalée en 1872 par M. Reliquet, a été depuis universellement admise (20).

En somme, si nous ne connaissons pas encore absolument l'influence du système nerveux sur la vessie, il faut admettre qu'il a été fait beaucoup grâce à clinique et à l'expérimentation.

Index bibliographique.

1. — *Von Beck*, Deutsch. Zeitschr. f. chirurgie, 1886, Bd. XXIV.

2. — *Nawrocki*, Ueber die sensiblen Nerven, etc. Arch. f. d. gesam. Physiolog. Bonn, 1891. — Analysé in Arch. des m. des organes g.-urinaires, 1891, p. 671.

3. — *Gianuzzi*, Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 1863, LVI. — Gianuzzi et Nawrocki (*ibidem*).

4. — *Arthaud* et *Duprat*, Note sur l'innervation de la vessie. — C. r. de la Société de Biologie, avril 1887.

5. — *Guinard* et *Duprat*, Innervation de l'appareil urinaire chez l'homme. — Ann. des mal. des org. gén.-urinaires, avril 1887.

6. — *Wertheimer*, Dict. encycl. des Sciences médicales (article : Vessie), p. 208, 1889.

7. — *Reliquet*, Leçons sur les maladies des voies urinaires. Paris, 1878.

8. — *Hache*, Dict. encycl. des S. méd. (article : Vessie), p. 234.

9. — *Nussbaum*, *Ssokownin* et *Affonassiew*, cités par Betcherew et Mislawski.

10. — *Bochefontaine*, Influence exercée par la faradisation de l'écorce grise, etc. Arch. de physiologie, 1876, p. 165. — Gaz. méd. de Paris, 1875.

11. — *F. Franck*, Leçons sur les fonctions motrices du cerveau. Paris, 1887.

12. — *Betcherew* et *Mislawski*, Neurolog. Centralbl., 1888, nº 18, page 505. Die Hirncentra für die Bewegung der Harnblase. (Analysé in Revue d'Hayem, I, 1890.)

13. — *Geffrier*, Étude sur les troubles de la miction dans les maladies du système nerveux. — Thèse de doctorat. Paris, 1884.

14. — *Bochefontaine*, Mouvements réflexes déterminés par l'excitation de la dure-mère. — Arch. de physiologie, 1879, p. 17.

15. — *Reliquet*, Leçons sur les maladies des voies urinaires (spasme de l'urètre et de la vessie).

16. — *Ibidem*, p. 31.

17. — *Reliquet*, Traité des opérations des voies urinaires. Paris, 1868, p. 43.

18. — *Reliquet*, Leçons sur les M. des V. U. (Leçon sur la miction).

19. — *Ibidem*, Action du chloroforme sur l'urètre et la vessie, p. 143.

20. — *Reliquet*, Calcul vésical, contracture de la vessie sur la pierre, action comparée des courants électriques continus et de l'anesthésie chloroformique sur cette contracture de la vessie, etc. — Revue photographique des hôpitaux, 1872.

Kupressow, Pflügers Arch. f. d. g. Physiologie, 1872, Bd. 5. — *Nawrocki* et *Skabitschewski*, Arch. f. die ges. Physiol. Bonn, 1890, XLVIII. — Ueber die motorischen Nerven der Blase (analysé in R. d'Ayem, 1891). — *Oustaniol*, tumeurs des méninges rachidiennes, th. Doctorat, Paris, 1891 (Troubles vésicaux).

REVUE DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

DE LA DISPOSITION DES FAISCEAUX PYRAMIDAUX DANS LA MOELLE ÉPINIÈRE

Par le Dr Zacharzewsky [1]. (En langue russe.)

Dans ses recherches faites au laboratoire du professeur Koultschitzky, à Charkoff, l'auteur établit un fait tout à fait nouveau sur la disposition des faisceaux pyramidaux chez les rats et les souris. Au lieu d'être compris dans les cordons antérieurs, comme on le croyait jusqu'à présent, ces faisceaux sont au contraire disposés dans les cordons latéraux et postérieurs. Les faisceaux pyramidaux contenus dans les cordons latéraux apparaissent sous forme de minces faisceaux nerveux disposés en groupes distincts.

Avant de former les pyramides de la moelle allongée ils subissent tous un entre-croisement total, mais à des hauteurs différentes. Les faisceaux inférieurs s'entre-croisent directement avec ceux du côté opposé, les supérieurs s'unissent d'abord aux faisceaux postérieurs et après cette réunion passent par le point d'entre-croisement.

Le plan qui contient les faisceaux d'entre-croisement des cordons postérieurs est presque perpendiculaire au grand axe de la moelle, tandis que le plan d'entre-croisement des faisceaux latéraux (nouveaux) est incliné par rapport à cet axe. Donc pour déterminer la marche complète des faisceaux pyramidaux des deux systèmes dans les régions d'entre-croisement il faut faire une série de coupes successives dans des plans perpendiculaires et inclinés.

Le travail analysé est muni de dessins micrographiques et de dessins schématiques, représentant la marche des faisceaux pyramidaux postérieurs, connus depuis longtemps et des faisceaux latéraux, nouvellement découverts.

Jusqu'à présent on supposait que la disposition des faisceaux pyramidaux dans deux cordons différents ne se rencontrait que chez l'homme, il était donc impossible de déterminer leurs fonctions et le sens de leur séparation par des expériences du laboratoire. Le travail du Dr Zacharzewsky ouvre par conséquent une voie nouvelle pouvant éclairer différents points obscurs dans le domaine du système psychomoteur à l'aide de la physiologie expérimentale.

W. Kossowsky.

1. Thèse de Charkoff, 1891.

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul Brodard.

LE PLACENTA DES RONGEURS

Par Mathias DUVAL

(*Suite et fin* [1]).

PLANCHES XVI et XVII.

LE PLACENTA DU COCHON D'INDE.

C. — *Période d'achèvement de l'ectoplacenta.*

La période d'achèvement de l'ectoplacenta chez le cochon d'Inde est caractérisée, comme chez les autres rongeurs, par l'établissement de rapports intimes entre le sang maternel et le sang fœtal, le second circulant dans de fins capillaires, dont le premier vient plus ou moins directement baigner la paroi externe, par suite de l'atrophie des éléments ectodermiques formant primitivement les canalicules sanguimaternels. La manière dont s'établissent ces rapports pourrait donc être indiquée en peu de mots, après ce que nous avons déjà dit de l'achèvement du placenta chez le lapin et chez le type rat-souris; mais chez le cochon d'Inde se présente de plus, au point de vue des dispositions d'ensemble du placenta, une lobulation particulière, à laquelle nous avons déjà souvent fait allusion en étudiant les processus qui la préparent. La coupe d'un placenta achevé, c'est-à-dire pendant toute la seconde moitié de la gestation, présente un aspect très semblable à celui d'une coupe de foie; on y distingue (fig. 269 et 264, pl. XXII) des champs polyédriques, circonscrits par des *espaces ou cloisons périlobulaires* foncés; au centre de chaque lobule est un espace *centro-lobulaire* plus clair; une substance d'aspect strié (capillaires fœtaux et canalicules sanguimaternels) s'étend de la périphérie au centre, c'est-à-dire forme la substance même du lobule. Il nous faut donc étudier d'abord la production de ces lobules, puis la constitution histologique des

1. Voy. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, juillet 1889, janvier 1890, juillet 1890, novembre 1890, janvier 1891, juillet 1891, novembre 1891, janvier 1892.

espaces ou cloisons périlobulaires, des espaces centro-lobulaires et enfin de la substance du lobule. Après avoir ainsi fait l'étude de l'ensemble du placenta achevé, nous examinerons l'état de diverses parties accessoires, telles que les couches périphériques du placenta, les parties précédemment décrites sous le nom de toit de l'excavation centrale, la caduque sérotine, la caduque réfléchie, la vésicule ombilicale, etc.

a. Lobulation du placenta. — Nous avons vu précédemment (pl. XX, fig. 239, 240, 243, 244, 245) comment le plasmode remanié et le plasmode primitif se pénètrent réciproquement de bas en haut, de dedans en dehors et de dehors en dedans. Nous n'avions suivi ce processus que jusque vers le vingt et unième ou le vingt-deuxième jour (fig. 245). Au vingt-sixième jour (fig. 254, pl. XXI) nous le trouvons plus avancé ; la plus grande masse du placenta est formée de plasmode remanié (en 2, 2), et le plasmode primitif (3, 3) est représenté seulement par la couche la plus supérieure du disque placentaire, et par des cloisons qui partent de cette couche et descendent dans l'épaisseur du disque. Ces cloisons présentent des ramifications latérales et terminales encore peu accentuées. Quelques jours plus tard, vers le trentième jour (figure 253), en même temps que le volume du placenta s'accroît (la fig. 254 est à un grossissement de quatre fois, et la figure 253 à un grossissement de trois fois seulement), ces ramifications sont plus développées ; elles se rejoignent et s'anastomosent d'une cloison à l'autre, et arrivent ainsi à circonscrire des îlots de plasmode remanié. Dès ce moment le placenta présente, sur une coupe faite perpendiculaire au plan du disque qu'il figure, le même aspect que jusque-là on ne trouvait que sur des coupes parallèles à ce plan (voir fig. 244, pl. XX), c'est-à-dire une subdivision en lobules limités par des cloisons de plasmode primitif. Cette disposition est tout à fait achevée dans les placentas recueillis au cours du second mois de la gestation (fig. 269, pl. XXII) ; alors les cloisons périlobulaires sont devenues plus minces et sont telles qu'elles resteront jusqu'à la fin ; c'est-à-dire que le remaniement du plasmode primitif s'est étendu aussi loin qu'il doit s'étendre ; ce qui reste de plasmode non remanié demeurera jusqu'au bout à l'état de plasmode primitif, représentant un système de lacunes sanguimaternelles disposées à la périphérie du lobule. Les injections démontrent que ces lacunes

périlobulaires sont les voies efférentes de la circulation du lobule, c'est-à-dire que le sang maternel y arrive après avoir parcouru les canalicules sanguimaternels de la substance propre du lobule. En étudiant le centre du lobule, nous allons y trouver les voies afférentes de la circulation maternelle.

En effet, pendant ce temps (du vingt-cinquième au trentième jour), les éléments du plasmode remanié se sont disposés d'une façon régulière dans chacune des masses circonscrites par les cloisons interlobulaires dont nous venons de suivre la formation. Nous avions vu (fig. 246) le plasmode remanié constitué, au cours de sa formation, par un mélange irrégulier de canalicules plasmodiaux à trajet tortueux, entourés de cellules mésodermiques et de capillaires fœtaux. Bientôt les éléments mésodermiques cessent de se multiplier, de s'étendre parallèlement à l'augmentation de volume du placenta; ils semblent se concentrer au centre du lobule en voie de formation et leur présence devient dès lors caractéristique de ce que nous appellerons *espaces centro-lobulaires*; nous étudierons plus loin la constitution histologique de ces espaces. Pour le moment, et afin de préciser la topographie du lobule, nous dirons seulement que dans ces espaces sont deux ordres de conduits vasculaires : ce sont d'une part de grandes lacunes sanguimaternelles, dont nous avons décrit la formation dans la période précédente (fig. 246, pl. XX, LC, LC); ces lacunes sanguimaternelles centro-lobulaires sont, comme le montrent les injections, les voies afférentes de la circulation maternelle dans le lobule; ce sont d'autre part des vaisseaux fœtaux, ayant la structure rudimentaire d'un capillaire, mais présentant un calibre relativement considérable; ces vaisseaux fœtaux centro-lobulaires sont, d'après ce que montrent les injections, les voies efférentes de la circulation fœtale dans le lobule, c'est-à-dire les origines des veines qui ramènent au fœtus le sang du placenta. Quant aux voies afférentes du sang fœtal dans les lobules, elles sont représentées par des vaisseaux très fins, que nous ne pourrons étudier que dans un instant, en exposant l'histologie du lobule ; nous verrons alors qu'ils sont situés à la périphérie des cloisons périlobulaires. Nous reviendrons plus loin sur ces dispositions des voies sanguines maternelles et fœtales, mais ce que nous venons d'en dire suffit pour montrer que le sang maternel et le sang fœtal circulent en sens inverse l'un de l'autre dans le lobule placentaire : le sang maternel va du centre à la périphérie du lobule; le sang fœtal va

de la périphérie au centre. Déjà chez le lapin, nous avons constaté la même disposition et vu que, d'après Tafani, c'est là un fait général non seulement pour tous les rongeurs, mais encore pour le plus grand nombre des autres placentas.

En même temps que s'organisent les parties qui constituent les espaces centro-lobulaires, les canalicules plasmodiaux primitivement disposés en trajet tortueux (fig. 246) entre le centre et la périphérie du lobule, s'allongent, s'amincissent et se disposent parallèlement les uns aux autres, et parallèlement aux capillaires fœtaux qui leur sont interposés. Il en résulte que la substance du lobule prend un aspect strié (fig. 274), et que les striations s'étendent en s'irradiant du centre à la périphérie du lobule (fig. 274, en SS la substance striée s'étendant des espaces centro-lobulaires, C, aux espaces périlobulaires, P).

Dans les lignes qui précèdent nous avons énoncé divers résultats dont il nous reste encore à donner la démonstration, en étudiant la constitution histologique du lobule; mais nous tenions à bien définir les parties qui seront l'objet de cette étude histologique ; on voit que ces parties sont au nombre de trois, à savoir : les *espaces périlobulaires*, les *espaces centro-lobulaires*, et la *substance striée du lobule*.

Avant d'entrer dans cette analyse histologique, nous devons faire encore deux remarques à propos de la lobulation du placenta étudiée dans ses dispositions d'ensemble.

Nous ferons d'abord remarquer qu'il ne faudrait pas croire que par espace centro-lobulaire il faut toujours entendre un espace circulaire situé régulièrement au centre du lobule. Cette disposition se présente sur les coupes qui portent sur la région la plus supérieure du disque placentaire, au voisinage de sa face externe ou maternelle (voir la partie gauche de la figure 274) ; mais à mesure que les coupes portent sur des régions plus profondes (comme dans la partie inférieure droite de la figure 274, laquelle est une coupe oblique et non parallèle à la surface du disque), on voit les espaces centro-lobulaires devenir triangulaires, puis émettre des branches latérales qui arrivent à se rejoindre, d'un lobule au lobule voisin, de sorte qu'il arrive que pour certaines parties l'aspect de la lobulation soit l'inverse de ce que nous avons décrit précédemment comme forme type, puisque alors on voit, dans un lobule de substance striée, le centre occupé par la formation foncée qui représente les

lacunes sanguimaternelles périlobulaires, et la périphérie dessinée par les travées claires correspondant aux formations que nous avons dites centro-lobulaires. Ces dispositions se comprennent facilement et étaient à prévoir d'après les détails que nous avons donnés sur la manière dont, pendant la période de remaniement, se pénètrent réciproquement le plasmode primitif et le plasmode remanié (voir spécialement les fig. 243 et 244, pl. XX, et leur étude dans le texte).

Mais, dans toutes les coupes faites perpendiculairement au plan du disque placentaire, et dans le plus grand nombre de celles faites parallèlement à ce plan, les dispositions qui dessinent la lobulation sont semblables à celles que nous avons prises pour type, et les espaces périlobulaires méritent le nom que nous leur avons donné aussi bien que les espaces centro-lobulaires justifient le leur.

La seconde remarque est relative à la confusion qu'on pourrait faire entre les espace centro-lobulaires tels que nous venons de les décrire et la partie figurée à l'extrémité inférieure droite de la figure 246 (partie où sont marqués les vaisseaux MM). Cette partie est une portion de l'*axe mésodermique* du placenta, c'est-à-dire de ce cordon formé uniquement de mésoderme et de vaisseaux allantoïdiens qui occupe le centre même du placenta, et, résultant du noyau mésodermique de l'excavation centrale, ne contient aucune trace de canaux plasmodiaux dérivés du plasmode primitif. Cet axe mésodermique du placenta se retrouve jusqu'à la fin de la gestation sur les coupes qui passent par le centre du disque placentaire; sur les figures 253, 254, 269 (MA) on le voit faisant suite au cordon ombilical, et traversant toute l'épaisseur du placenta pour venir s'épanouir en cette masse mésodermique particulière que nous étudierons au-dessous du toit de l'excavation centrale. Seulement, avec les progrès du développement des lobules entre lesquels il s'insinue, cet axe mésodermique devient plus mince et à trajet moins rectiligne, de sorte qu'on ne le trouve pas toujours tout entier dans sa continuité sur une seule et même coupe. Quant aux espaces centro-lobulaires, qui contiennent des éléments mésodermiques, des vaisseaux fœtaux, et des lacunes sanguimaternelles (c'est-à-dire des canaux plasmodiaux), ils se différencient dans le plasmode remanié, et nous avons à diverses reprises, pendant la période de remaniement, indiqué comment les canaux plasmodiaux qu'ils contiennent (déjà figurés en LC, LC, figure 246) dérivent, au moins en partie, de ce que nous avons appelé, dans cette période, les *lacunes*

sanguimaternelles de la lame compacte (voir entre autres les figures 237, planche XIX, et 239, 245, pl. XX).

Nous pouvons donc passer maintenant à l'analyse histologique : 1° des espaces périlobulaires; 2° des espaces centro-lobulaires; 3° de la substance striée des lobules.

b. Espaces ou cloisons périlobulaires. — En se reportant à la fig. 246 et aux pages où, d'après cette figure, nous avons décrit, pendant la période de remaniement du plasmode ectoplacentaire, la manière selon laquelle le mésoderme et les vaisseaux fœtaux mordent successivement sur le plasmode primitif, il est facile de comprendre que les espaces ou cloisons périlobulaires représentent ce qui est resté à l'état de plasmode primitif non remanié. On devra donc trouver dans cette formation interlobulaire de grandes lacunes sanguimaternelles qui en occuperont le centre; puis, à la périphérie, de petites lacunes sanguimaternelles se continuant avec les canalicules sanguimaternels de la substance striée du lobule; et au niveau de cette continuité, on trouvera des vaisseaux fœtaux, puisque c'est là qu'est la limite de l'extension du système vasculaire fœtal dans le plasmode ectoplacentaire.

Ces diverses parties constituantes sont de dimensions très différentes, et apparaissent successivement, dans l'ordre où nous venons de les énumérer, à mesure qu'on examine les coupes à un plus fort grossissement.

Dans la figure 274, représentant un ensemble de lobules, à un grossissement de huit à neuf fois seulement, les espaces périlobulaires se présentent sous la forme de traînées ou cloisons d'aspect foncé; dans les points où se rejoignent et confluent ces cloisons, on aperçoit de grands vides clairs; ce sont les grandes lacunes sanguimaternelles, dont est creusé le plasmode qui forme ces cloisons périlobulaires; les petites lacunes qui partent de celles-ci ne se montrent que comme un réseau à mailles étroites.

La figure 268 représente, à sa partie supérieure, une portion de cloison périlobulaire (P); à sa partie moyenne (SS), la substance striée d'un lobule; et enfin, à sa partie inférieure (C), l'espace centro-lobulaire correspondant. Cette figure est à un grossissement de trente-cinq fois; aussi peut-on déjà mieux distinguer les parties qui constituent la cloison périlobulaire, c'est-à-dire non seulement les grandes lacunes sanguimaternelles centrales (LP, LP), mais

encore la substance spongieuse formée par les petites lacunes, à la périphérie de la cloison périlobulaire, jusqu'au contact de la substance striée du lobule. De plus, dans ces couches périphériques de la cloison périlobulaire, à côté des trous taillés comme à l'emporte-pièce dans la substance plasmodiale, et qui représentent les lacunes sanguimaternelles, on aperçoit d'autres espaces dans chacun desquels est placé un vaisseau, entouré d'une gaine mésodermique (FA, FA); ce sont les vaisseaux fœtaux afférents du lobule, et en effet on en voit partir des ramifications qui se résolvent en capillaires dans la substance striée des lobules.

Les figures 271 et 275 nous démontrent la véritable nature de ces vaisseaux et de leur gaine mésodermique; ces deux figures sont à un grossissement de 300 diamètres. L'une d'elles, la figure 271, représente les éléments d'une cloison périlobulaire confinant par un de ses côtés non à un lobule, mais à la surface même (face supérieure) du disque placentaire, et présente à cet égard des détails divers (cellules géantes ectodermiques, entoderme ectoplacentaire) que nous étudierons plus loin; mais sa partie inférieure montre les éléments d'une cloison périlobulaire jusqu'au niveau de leur continuité avec la substance striée du lobule. L'autre figure 275 est d'une cloison périlobulaire prise dans une partie quelconque du centre du placenta, et montre, vers sa partie supérieure gauche, cette même continuité de la cloison avec la substance striée du placenta. A ce grossissement nous reconnaissons bien le plasmode, dans lequel sont creusées les lacunes sanguimaternelles. Nous le voyons parsemé de nombreux noyaux, qui s'accumulent par places de façon à être tassés les uns contre les autres. Nulle part on ne voit le plasmode s'endividualiser en cellules distinctes autour d'un de ces noyaux (sauf à la partie supérieure de la figure 271, où a lieu la formation si spéciale des cellules ectodermiques géantes sur lesquelles nous reviendrons plus loin); les cloisons périlobulaires sont donc bien formées de plasmode ectoplacentaire primitif, c'est-à-dire non remanié par l'arrivée des vaisseaux fœtaux. Ce n'est pas à dire cependant que les vaisseaux fœtaux ne soient pas arrivés jusque dans les zones périphériques de ces cloisons de plasmode primitif, mais ils n'ont pas émietté cette partie du plasmode, ils se sont contentés de s'y loger pour y devenir les centres de distribution du sang fœtal, pour représenter les voies afférentes de la circulation fœtale dans la substance striée du lobule. Autour de ces vaisseaux fœtaux affé-

rents (en FA, FA, fig. 271 et 275), on distingue maintenant la mince gaine de cellules mésodermiques qui les sépare de la substance plasmodiale au milieu de laquelle ils sont logés.

En portant l'examen successivement de la cloison périlobulaire vers la substance striée du lobule, on constate la continuité, à la fois du plasmode primitif avec les canalicules sanguimaternels, et des vaisseaux fœtaux afférents avec les capillaires interposés entre ces canalicules. La première continuité ne présente rien de remarquable, et se trouve mieux indiquée par l'inspection des figures 271 et 275 que par aucune description. En effet nous sommes ici en présence d'un placenta au commencement du second mois, et les canalicules sanguimaternels possèdent encore une paroi plasmodiale complète; on peut seulement remarquer que les noyaux y sont moins foncés, moins colorés, que dans les travées du plasmode primitif de la cloison périlobulaire (voir surtout la figure 275). La seconde continuité présente à noter ce fait important que toute gaine de cellules mésodermiques disparaît de la surface extérieure des ramifications des vaisseaux fœtaux afférents, dès que ces ramifications représentent des capillaires interposés aux canalicules sanguimaternels de la substance striée et courant parallèlement à ces canalicules. Ces dispositions sont les mêmes que celles précédemment décrites pour les parties homologues chez le lapin et chez le type rat-souris.

c. Espaces centro-lobulaires. — Nous avons déjà indiqué, sans en donner la démonstration complète, la nature des parties qu'on trouve dans les espaces centro-lobulaires, à savoir : une quantité assez abondante d'éléments mésodermiques, au milieu et à la périphérie desquels sont disposées des *lacunes sanguimaternelles centro-lobulaires ou afférentes* et des *vaisseaux fœtaux efférents*. Nous allons faire l'étude de ces parties en procédant comme pour les cloisons périlobulaires, c'est-à-dire en les examinant successivement à des grossissements de plus en plus forts.

Sur la figure 174, à un grossissement de huit à neuf fois, les espaces centro-lobulaires se montrent sous la forme de taches claires à la périphérie desquelles vient se terminer la substance striée des lobules; dans ces espaces on distingue les lumières béantes de divers vaisseaux. Ce n'est que sur la figure 268, à un grossissement de trente-cinq fois, qu'on peut déjà reconnaître (région C, ou partie inférieure de

la figure) que ces orifices vasculaires sont de deux espèces différentes. Les uns (F E, F E, fig. 268) sont de véritables vaisseaux sanguins, avec une paroi mince se distinguant à peine du tissu mésodermique dans lequel elle est plongée; ce sont des vaisseaux fœtaux et, nous l'avons dit précidemment, ils représentent les voies efférentes du lobule; nous les appellerons *vaisseaux fœtaux efférents*. Les autres sont des canaux vasculaires, mais non des vaisseaux proprement dits; ils appartiennent au système des canaux plasmodiaux des formations ectoplacentaires; nous les avons déjà désignés (L C, L C, fig. 248) sous le nom de *lacunes sanguimaternelles centro-lobulaires* ou *afférentes*. Sur la figure 248 on voit que la paroi de ces lacunes est foncée et bien distincte du mésoderme centro-lobulaire; cette paroi est en effet formée par du plasmode, ainsi que nous le verrons dans un instant avec plus de détail.

La distinction étant établie entre les vaisseaux fœtaux efférents et les lacunes sanguimaternelles afférentes, il est facile de constater que, d'une manière générale, ces deux ordres de conduits vasculaires n'occupent pas la même place dans un espace centro-lobulaire. Les vaisseaux fœtaux efférents sont placés au centre de la cloison mésodermique qui constitue ces espaces, et cette cloison est traversée par de petits vaisseaux dans lesquels viennent se réunir les capillaires de la substance striée du lobule; cette disposition est bien accentuée sur les extrémités gauche et droite de l'espace centro-lobulaire représenté par la partie inférieure de la figure 268. Au contraire les lacunes sanguimaternelles afférentes sont disposées à la périphérie de la cloison mésodermique; là se dessine une bordure régulière de lacunes sanguimaternelles étroites, qui sont en continuité avec les canalicules sanguimaternels de la substance striée; par places ces étroites lacunes confluent et se fondent en lacunes plus larges, toujours placées à la périphérie de la cloison. Ce ne sont que quelques lacunes extrêmement larges qui font saillie jusque dans l'épaisseur de la cloison, ou qui même occupent le centre de la cloison, comme la grosse lacune centro-lobulaire représentée dans la partie la plus large de la cloison centro-lobulaire de la figure 268. On voit que dans ce cas cette grosse lacune sanguimaternelle est en connexion avec les canalicules sanguimaternels des substances striées de deux lobules adjacents; elle semble formée par la fusion de deux larges lacunes de la périphérie, lesquelles se seraient rejointes et confondues à travers la substance de la

cloison mésodermique. On voit donc qu'en somme les rapports des divers ordres de conduits sanguins sont inverses dans les espaces périlobulaires et dans les espaces centro-lobulaires. Dans les premiers, le centre est occupé par les voies efférentes maternelles (grandes lacunes de plasmode primitif) et les vaisseaux fœtaux afférents occupent le centre ; dans les secondes au contraire, ce sont les vaisseaux fœtaux efférents qui occupent le centre, la périphérie étant au contraire dessinée par une bordure serrée de lacunes sanguimaternelles afférentes, dont quelques-unes seulement, les plus larges, pénètrent jusque dans l'épaisseur de la cloison. Une fois que ces dispositions ont été bien distinguées à un grossissement tel que celui donné par la figure 268, on peut constater qu'elles sont générales, car on les reconnaît encore sur une vue d'ensemble, à un faible grossissement, comme dans la figure 274, malgré les variétés de formes et de rapports que présentent les divers lobules placentaires représentés dans cette figure.

Pour arriver à des notions plus complètes non sur la topographie, mais sur la nature histologique des parties constituantes des espaces centro-lobulaires, il faut en faire l'examen à un grossissement de 300 diamètres, ainsi que le représente la figure 270. Nous y voyons (en FE, FE) diverses sections de vaisseaux fœtaux efférents ; leur paroi est mince, réduite à la tunique endothéliale, renforcée en dehors par quelques couches plus compactes du mésoderme au milieu duquel sont plongés ces vaisseaux. En *LC* est représentée une lacune sanguimaternelle centro-lobulaire ou afférente, et toute la périphérie de la portion de cloison mésodermique ici représentée est bordée par une zone de lacunes semblables mais plus petites. Pour toutes ces lacunes on voit leur continuité avec les canalicules sanguimaternels (*CC*) de la substance striée du lobule. Quant à la constitution des parois de ces lacunes, on voit qu'elle est encore purement plasmodiale, et que les noyaux dont est semé ce plasmode sont irrégulièrement épars, ou bien disposés en amas plus ou moins compacts, dans les régions où la paroi plasmodiale présente des épaississements.

Avant de passer à l'étude de la constitution de la substance striée du lobule nous ferons remarquer que les parties ci-dessus décrites ont leurs homologues dans le placenta du lapin : les lacunes plasmodiales périlobulaires ou efférentes du cochon d'Inde correspondent à ce que nous avons appelé *confluents maternels* dans le com-

plexus tubulaire du placenta du lapin (planche VI, fig. 56); les lacunes centro-lobulaires ou lacunes sanguimaternelles afférentes du cochon d'Inde correspondent aux *confluents fœtaux* du lapin. Nous avons du reste déjà fait remarquer, quelques lignes plus haut, que les dispositions des courants sanguins maternel et fœtal sont les mêmes dans le lobule placentaire du lapin et du cochon d'Inde.

d. Substance striée du lobule placentaire. — A la fin de la période de remaniement, la substance du lobule en voie de formation, c'est-à-dire ce que nous avons appelé le plasmode remanié, au stade représenté par la figure 246, est formée de canalicules sanguimaternels disposés en trajet tortueux, avec interposition de capillaires fœtaux également contournés; de plus les parois de ces canalicules sont relativement épaisses, leur substance plasmodiale présentant des renflements locaux au niveau desquels les noyaux sont accumulés en plus ou moins grand nombre. Vers la fin du premier mois de la gestation on retrouve encore par places cette disposition, que représente la figure 263, et l'aspect reproduit dans cette figure se présente quelle que soit la direction des coupes, car alors les canalicules sanguimaternels ne sont pas encore parfaitement coordonnés parallèlement les uns aux autres. Les épaississements locaux, avec accumulation de noyaux, que présentent leurs parois plasmodiales, sont sans doute en rapport avec l'accroissement en longueur de ces canalicules, accroissement qui se produit en même temps que leur disposition longitudinale, en substance striée, se réalise par une sorte d'étirement du canalicule, entre les cloisons périlobulaires et les formations centro-lobulaires. Dès le début du second mois, la substance du lobule a pris son aspect strié définitif, et dès lors l'aspect des coupes est très différent selon qu'elles sont faites parallèlement ou perpendiculairement à la direction des canalicules (comparer la figure 258 avec la figure 262 par exemple, ou bien la figure 266 avec la figure 267).

D'une manière générale, la constitution de la substance striée du lobule est très simple, et peut être résumée en peu de mots, d'autant qu'elle concorde exactement avec ce que nous avons vu pour les parties homologues du placenta des autres rongeurs (complexus canaliculaire du lapin, substance spongieuse du placenta du type rat-souris). Elle se compose de capillaires fœtaux dont la surface extérieure est revêtue d'une couche plasmodiale d'autant plus mince

qu'elle est observée à une époque plus voisine du terme de la gestation; cette couche plasmodiale, semée de noyaux en général isolés, circonscrit la lumière des canalicules sanguimaternels, qui, comme leur nom l'indique, sont les voies de circulation du sang maternel, tandis que les capillaires interposés donnent passage au sang fœtal.

Or cette constitution du placenta achevé, tandis qu'elle est de peu de durée chez le lapin et le rat, persiste longtemps chez le cochon d'Inde, dont la gestation est d'environ soixante jours. Du trentième au soixantième jour on peut recueillir des pièces montrant toutes les variétés de détails que peuvent présenter dans leurs rapports et leur constitution les capillaires fœtaux et les canalicules sanguimaternels. Ces variétés dépendent de l'état de réplétion dans lequel se trouvait l'une ou l'autre des voies de circulation du lobule, lorsque la pièce a été placée dans le liquide conservateur; elles peuvent dépendre aussi de la nature du liquide fixateur (alcool, liqueur de Muller, ou liquide de Kleinenberg). Les divers aspects ainsi obtenus se complètent l'un l'autre; mais parfois quelques-uns d'entre eux présentent les parties sous des formes méconnaissables, si par exemple les capillaires fœtaux sont complètement vides et plus ou moins effacés. Il nous a donc paru intéressant d'étudier ici avec détails ces divers aspects, qui, pris isolément, pourraient être et ont été l'origine d'interprétations erronées. Nous avions à cet effet des pièces en surabondance, ayant recueilli nombre de placentas dans la seconde moitié de la gestation, alors que nous ne savions pas qu'à partir du trentième jour environ cet organe a acquis sa constitution définitive, et continue à fonctionner pendant un mois sans présenter de modifications. La connaissance des rapports de contiguïté entre le sang fœtal et le sang maternel, la notion des canalicules sanguimaternels à paroi plasmodiale atrophiée, étant les résultats les plus originaux de nos recherches sur le placenta des rongeurs, il nous a paru intéressant d'apporter une dernière fois, à propos du cochon d'Inde, toutes les démonstrations possibles de ces dispositions, et de passer en revue tous les aspects qu'elles peuvent présenter.

Nous appellerons d'abord l'attention sur les figures 258 et 262. Elles représentent la disposition typique, pour ainsi dire schématique de la substance striée du lobule, dans les premiers jours du second mois, alors que la paroi plasmodiale des canalicules n'a encore subi qu'un faible degré d'amincissement; en *CC* sont les

canalicules sanguimaternels, en *cc* les capillaires fœtaux; la pièce avait été fixée par le liquide de Kleinenberg puis par l'alcool. La figure 262 est d'une coupe longitudinale, c'est-à-dire parallèle aux canalicules; la figure 258 est une coupe transversale. Tous les détails sont tellement semblables à ce que nous avons déjà vu chez le lapin (planche V, fig. 54; pl. VI, fig. 60, 64, 65), et chez le type rat-souris (planche XV, fig. 169, 171), qu'il n'y a pas lieu d'insister sur la description des parties. Nous ferons seulement remarquer que chez le cochon d'Inde la paroi plasmodiale des canalicules sanguimaternels adhère toujours d'une façon moins intime que chez les autres rongeurs à la surface externe des capillaires fœtaux, de sorte que, même sur les pièces fixées par des réactifs appropriés, on trouve, sur les coupes, un mince espace clair interposé entre ces deux espèces de formations. Nous verrons dans un instant que, sous certaines influences, ces espaces s'exagèrent et qu'il se produit une séparation complète des parties.

Avec les figures 257 et 261, empruntées à la substance striée d'un placenta de la fin du second mois, c'est-à-dire vers la fin de la gestation, nous trouvons les parois plasmodiales des canalicules sanguimaternels arrivées à l'état d'amincissement, d'atrophie, le plus complet qu'on puisse rencontrer chez le cochon d'Inde. La figure 257 est d'une pièce fixée par l'alcool absolu, et dont le sang fœtal s'était abondamment écoulé; aussi voyons-nous les capillaires fœtaux (*cc*) revenus sur eux-mêmes, ne présentant qu'une étroite lumière. Au contraire les canalicules sanguimaternels (*CC*) sont larges et bien dessinés; leur paroi mince est nettement délimitée du côté externe, qui regarde vers le capillaire correspondant; elle est moins nette du côté interne. Il semble que cette paroi s'est réduite à une fine cuticule recouverte en dedans d'un peu de protoplasma granuleux, qui devient plus abondant seulement dans les points où siègent les noyaux. Quant à la figure 261, elle est d'un placenta du même âge que précédémment, dont les vaisseaux fœtaux avaient été injectés avec de la gélatine faiblement colorée en bleu; la pièce avait été ensuite durcie par l'alcool. La coupe ayant été colorée au carmin de Grenacher, on a obtenu une forte coloration des noyaux des capillaires (*cc*), une coloration peu intense des noyaux des parois plasmodiales des canalicules sanguimaternels, et nulle coloration de ces parois plasmodiales elles-mêmes. Ce n'est sans doute pas à dire que cette paroi ait complètement disparu,

mais probablement qu'elle était devenue très mince et réfractaire à la coloration. Nous ne saurions nous dispenser de faire remarquer combien cette figure, à part le fait de la réplétion des capillaires fœtaux par la matière à injection, est identique à la figure 181 (planche XVI) représentant le degré d'atrophie ultime de la paroi des canalicules sanguimaternels chez le type rat-souris.

Avec les figures 259 et 260 nous sommes en présence de pièces dont les parties n'ont pas conservé leurs dispositions normales. Il s'agit d'un placenta qui avait été conservé dans l'alcool ordinaire; les couches périphériques avaient été bien durcies; mais l'alcool, arrivant à l'état dilué dans les parties centrales, avait agi comme en dissociant les éléments. C'est pourquoi les préparations de ces parties centrales présentent un aspect dans lequel on aurait peine à reconnaître les éléments qui constituent normalement la substance striée du lobule placentaire. Ce sont d'abord les canalicules sanguimaternels (*CC*) qui apparaissent comme des cylindres, transparents, irréguliers, semés de noyaux; ce que nous savons par les autres modes de préparation nous suffit pour comprendre que ces espèces de cylindres rubanés sont en réalité des tubes, dont les parois se sont affaissées et accolées. Ce sont d'autre part, dans les espaces entre ces tubes (canalicules sanguimaternels), les capillaires fœtaux (*cc*), devenus absolument méconnaissables; leurs parois plissées et accolées ont pris l'aspect de lambeaux membraniformes; mais leurs noyaux allongés permettent encore de reconnaître leur vraie nature. Dans la figure 260 on voit trois canalicules sanguimaternels et deux capillaires fœtaux ainsi déformés; ces parties ont été prises en pleine substance striée d'un lobule placentaire; mais la figure 259 est d'une portion de substance striée prise au niveau de sa continuité avec une cloison périlobulaire; or à ce niveau (partie inférieure de la figure 259) les éléments ont été moins modifiés; la substance plasmodiale, plus granuleuse et plus colorable (elle conserve ici les caractères qu'elle présente dans le plasmode primitif des cloisons périlobulaires) est semée d'un plus grand nombre de noyaux; à côté des orifices qui représentent des lacunes sanguimaternelles (L,L) on voit ceux qui renferment des vaisseaux fœtaux bien conservés, c'est-à-dire dont on distingue la paroi, la lumière et les noyaux.

Les dernières préparations de substance striée que nous ayons à examiner sont destinées à bien établir la nature du contenu (sang

fœtal, sang maternel) des capillaires et des canalicules. Dans les premiers temps de la gestation, les globules sanguins maternels et fœtaux sont faciles à distinguer, par la présence d'un noyau très colorable dans les globules du sang du fœtus. Mais à la période où nous sommes arrivés, les globules du fœtus sont dépourvus de noyau comme ceux de la mère. Cependant sous l'influence des réactifs ces deux ordres de globules ne se comportent pas absolument de même; ils ne résistent pas semblablement aux causes d'altération, et notamment de déformation mécanique par compression réciproque. C'est ainsi qu'il nous semble devoir expliquer les détails si caractéristiques représentés dans la figure 264. Cette préparation est d'un placenta conservé dans la liqueur de Muller, dont l'emploi est si favorable pour obtenir, sur les coupes, des vaisseaux pleins de globules sanguins ayant conservé leur forme et leur couleur. Aussi les coupes de la substance striée de ce placenta présentaient-elles une véritable injection naturelle des voies de la circulation fœtale et de la circulation maternelle; mais, de plus, les globules sanguins maternels et fœtaux n'étant pas conservés au même degré, la pièce avait la valeur démonstrative d'une double injection, de nature différente pour l'un et pour l'autre des systèmes de circulation. On voit en effet (fig. 264, en *CC*) que les canalicules sanguimaternels renferment des globules ronds (discoïdes), parfaitement réguliers, épars dans la lumière du canalicule. Au contraire, dans les capillaires fœtaux (en *cc*), les globules sanguins, nombreux, tassés les uns contre les autres, contenus dans un tube de petit calibre, sont déformés par compression des uns contre les autres et contre la paroi du tube; ils affectent la forme de plaques ellipsoïdes, de blocs cuboïdes ou pyramidaux; en présence de préparations semblables il n'est plus possible d'avoir le moindre doute sur la nature réelle et les fonctions que nous avons assignées aux divers tubes qui composent la substance striée du lobule, en désignant les uns sous le nom de capillaires fœtaux, les autres sous celui de canalicules sanguimaternels. Une autre différence, qui n'a pas été représentée sur la figure, c'est que dans les canalicules sanguimaternels seuls on trouve par places des globules blancs, bien caractérisés par leur noyau, tandis que, nous ne saurions dire pourquoi, on n'en aperçoit nulle part dans les capillaires fœtaux. Pour terminer l'étude de cette figure, il est presque inutile de rappeler que la liqueur de Muller ne conserve pas dans les noyaux les

grains et filaments chromatiques, mais donne au noyau un aspect homogène, avec une sorte d'éclat brillant, manifeste après coloration; et en effet, sur la figure 264, on voit que les noyaux (N) de la paroi plasmodiale des canalicules sont uniformément colorés, sans présenter les granulations plus foncées qu'on voit sur les autres figures.

Après cette étude des voies de circulation grâce à une injection naturelle, il est presque superflu d'étudier les résultats d'injections artificielles. Nous le ferons cependant, en peu de mots, non pour donner un surcroît de démonstration, mais parce que, avec des injections qui ont bien rempli et distendu les canaux, nous constaterons des détails intéressants quant à la forme et les dispositions générales des vaisseaux.

Ainsi la figure 265 est une coupe de la substance striée d'un lobule dont les voies de la circulation maternelle ont été fortement remplies par une injection à la gélatine; la coupe, n'ayant subi aucune coloration, a été rendue transparente par le montage dans le baume, de sorte que sur cette préparation on ne voit aucun élément anatomique, mais seulement la matière qui remplit les canalicules sanguimaternels et nous dessine la forme de la lumière de ces canalicules. Cette forme est irrégulière, avec des renflements et des amincissements qui se succèdent sans ordre; c'est bien l'aspect qu'on pouvait prévoir à priori pour des canaux qui ne sont en somme que des lacunes entre des cellules ou leur équivalent (paroi plasmodiale); les grandes échancrures, à bord concave, qui par places rétrécissent brusquement la lumière, sont dues à la présence des noyaux et du protoplasma qui les entoure. — Bien différent est l'aspect d'une injection remplissant exclusivement les capillaires fœtaux de la substance striée; ici (fig. 267) on obtient le dessin de lumières vasculaires régulièrement calibrées, l'aspect ordinaire d'une injection capillaire. La coupe représentée dans cette figure 267 ayant été légèrement colorée au carmin, on a pu de plus rendre visible, entre les capillaires fœtaux, les éléments des canalicules sanguimaternels, représentés, en N et CC, par de gros noyaux et des lambeaux de plasmode irrégulièrement rétracté dans les mailles des capillaires. — La figure 266 représente les mêmes parties dans une région où les capillaires fœtaux ont été coupés perpendiculairement à leur direction; la coupe étant un peu épaisse on aperçoit, sous un aspect très foncé, les capillaires sectionnés, et,

sous un aspect un peu plus clair, leurs anastomoses transversales ou obliques. La substance des canalicules sanguimaternels, rétractée entre ces capillaires, est devenue méconnaissable, en ce sens qu'elle ne donne plus l'impression d'un appareil canaliculé ; à cet égard nous voyons se produire ici, pour les canalicules sanguimaternels, ce qui s'était produit, pour les capillaires fœtaux, dans les pièces représentées par les figures 259 et 260.

En examinant, à un faible grossissement, l'ensemble d'un lobule placentaire injecté soit par les voies maternelles, soit par les voies fœtales, nous résumerons tout ce que nous venons de voir aussi bien sur les dispositions générales de la substance striée du lobule, que sur les espaces périlobulaires ou centro-lobulaires. On voit, par les figures 276 et 277, que l'aspect du lobule, réduit à ses voies vasculaires, est bien différent, selon que l'injection a été faite par la mère ou par le fœtus. La figure 276 représente une injection par les voies maternelles : les cloisons périlobulaires y sont fortement dessinées par l'injection qui remplit les grandes et petites lacunes du plasmode primitif de ces cloisons (en P, P); on a ainsi une sorte d'image négative de la cloison, comparativement à l'image qui en est donnée dans la figure 268, puisque les parties foncées ou noires dans l'une sont claires dans l'autre, et inversement. De ces cloisons périlobulaires partent des tractus irréguliers, capricieusement anastomosés; c'est le dessin des canalicules sanguimaternels, vus dans leur ensemble, et rappelant encore l'aspect qu'ils avaient, à un fort grossissement, comme dans la figure 265. Enfin l'injection vient dessiner de grosses taches, vers l'espace centro-lobulaire, mais seulement à la périphérie de cet espace dont le centre reste clair; il est facile, en comparant avec la figure 268 (partie inférieure), de reconnaître ici les lacunes sanguimaternelles afférentes.

Tout autre est l'aspect d'un lobule dont les vaisseaux fœtaux ont seuls été injectés. D'abord (fig. 277) l'injection a ici, dans toutes ses parties, la forme ramifiée et dichotomique d'une injection vasculaire proprement dite, c'est-à-dire remplissant de véritables vaisseaux et non des lacunes irrégulières. Puis en passant en revue les diverses régions du lobule, dans le même ordre que précédemment, on voit que les cloisons périlobulaires sont restées claires, non pénétrées par l'injection; nous savons en effet (voir les figures 268, 271, 275) que les vaisseaux fœtaux afférents sont confinés à la périphérie des cloisons périlobulaires; là ils donnent naissance aux

capillaires qui vont prendre part à la constitution de la substance striée du lobule; fins et relativement rectilignes, ces capillaires injectés reproduisent très exactement l'aspect strié de cette substance. Ils convergent vers l'espace centro-lobulaire et là se jettent dans les vaisseaux fœtaux efférents, lesquels, cette fois, occupent le centre (C, fig. 277) de l'espace centro-lobulaire. La comparaison avec les figures 268 et 274 nous dispensera de plus amples détails descriptifs.

e. Périphérie du placenta et toit de l'excavation centrale. — Après avoir étudié la masse principale du placenta, celle où le plasmode remanié donne lieu à la production des lobules, il nous faut voir ce que deviennent, dans le second mois de la gestation, certaines formations ectoplacentaires qui restent étrangères aux lobules, qui ne fonctionnent pas comme lieu d'échange entre le sang maternel et le sang fœtal, et qui cependant n'en sont pas moins importantes au point de vue des transformations histologiques et de la morphologie générale de l'ectoplacenta. Ces régions sont au nombre de trois : 1° la partie libre de la face supérieure du placenta, où a lieu la production de cellules géantes ectodermiques, et où se trouve un revêtement d'entoderme ectoplacentaire; 2° le toit de l'excavation centrale; 3° la région circulaire disposée autour de la précédente et par laquelle les gros sinus de la caduque sérotine pénètrent dans le placenta. On voit que toutes ces régions appartiennent à la face supérieure ou maternelle du disque placentaire. Les quelques détails à donner sur sa face inférieure ou fœtale seront examinés à propos des membranes (amnios et cordon, vésicule ombilicale).

1° La production des *cellules géantes ectodermiques* sur toute la superficie du disque placentaire, au-dessous de l'entoderme ectoplacentaire, a été étudiée dans la période dite de formation de l'ectoplacenta (fig. 230, planche XIX); nous n'en avons pas parlé pendant la période dite de ramaniement, parce qu'il n'y avait alors rien de particulier à signaler à cet égard. Et en effet, si nous comparons la figure 271 (planche XXII), qui va nous servir à étudier l'état actuel de ces formations, avec la figure 230 (planche XIX) qui nous les montre au quinzième jour, on voit qu'il n'y a pas eu de changement important dans les parties. Cette figure 271 représente, à un grossissement de 300 diamètres, un point quelconque de la couche limitante supérieure (surface libre) du disque placentaire,

par exemple le point x de la figure 269. En examinant de bas en haut les détails de la figure, on voit d'abord que nous sommes en présence du plasmode primitif d'un espace périlobulaire ; ce n'est pas un espace interposé à deux lobules, mais bien confinant d'un côté à un lobule, de l'autre à la surface du placenta; le plasmode primitif ici représenté et ses lacunes appartiennent donc à ce que, pendant la période de remaniement, nous avons appelé lacunes sanguimaternelles de la couche des cellules géantes (lacunes qui partout deviennent des voies efférentes de la circulation maternelle), par opposition aux lacunes de la couche compacte (lesquelles deviennent les voies afférentes maternelles). Et en effet, à mesure qu'on suit ce plasmode primitif de bas en haut, on le voit se transformer en cellules géantes ectodermiques. Au niveau des lacunes les plus externes (les plus supérieures sur la figure) les noyaux du plasmode deviennent plus volumineux; plus haut, sur la zone limite, ils sont très gros et leur chromatine affecte la disposition réticulée avec gros grains fortement colorés; en même temps des lignes de séparation, souvent peu nettes et incomplètes, apparaissent entre les noyaux et dessinent l'individualisation du plasmode en cellules distinctes autour de chaque noyau. Cependant presque jamais ces cellules géantes ne prennent l'aspect vésiculeux si caractérisé chez les autres rongeurs, mais elles n'en sont pas moins, par leur origine et par leurs caractères, les homologues des cellules vésiculeuses ectodermiques étudiées chez les autres types. La couche qu'elles forment règne sur toute la surface qui correspond à l'ectoplacenta primitif, c'est-à-dire depuis la zone d'adhérence du placenta à la caduque (en 1, fig. 269) jusqu'à la zone d'insertion de la vésicule ombilicale à la face inférieure du placenta (en 2, fig. 269). Cette couche, formée de deux à trois rangs de cellules dans la figure 271, est rarement plus épaisse; elle est parfois plus mince, et réduite à une seule rangée. (Voir aussi la fig. 248, en G et IE.)

Immédiatement en dehors (au-dessus, dans la fig. 271) de la couche de cellules géantes, sans interposition de formation cuticulaire, on trouve l'*entoderme ectoplacentaire* (IE, fig. 271). Il est formé de plusieurs rangs de cellules irrégulièrement cylindriques; leur noyau est plissé et comme ratatiné; le corps cellulaire est clair, sans granulation. Nous reviendrons sur ces cellules en les examinant dans les régions qu'il nous reste à décrire.

2° Le *toit de l'excavation centrale* est une formation singulière

qui occupe le centre de la région par laquelle le disque placentaire adhère à la caduque serotine, et qui, par sa forme et sa teinte foncée, attire l'attention sur toute coupe médiane et perpendiculaire de ce disque. Cette partie a vivement intrigué tous les auteurs qui se sont occupés du placenta du cochon d'Inde, car chez aucun autre rongeur on ne retrouve rien de semblable; les plus singulières hypothèses ont été émises sur sa signification et son développement; et cependant le toit de l'excavation centrale nous paraît n'avoir aucune importance ni au point de vue morphologique, ni au point de vue fonctionnel. C'est une partie de l'ectoplacenta primitif, qui n'a pas évolué en plasmode remanié, et qui ne subit que des transformations régressives. Mais comme nous aurons à discuter les interprétations dont il a été l'objet, nous avons tenu à en reproduire de nombreuses figures qui en représentent l'ensemble et les détails; c'est ainsi qu'on le trouvera reproduit, dans ses rapports, sur les figures 253 et 254 (en T), figures qui sont des coupes d'ensemble du placenta; de même dans la figure 269 (planche XXII). Puis les figures 247, 248, 255 sont destinées à montrer ses parties constituantes à des grossissements de plus en plus forts.

Dans la période de remaniement nous avons longuement étudié l'origine de ce toit de l'excavation centrale, et montré, d'après les figures 233, 237, 239 et 245, que cette partie reste à l'état de plasmode primitif, avec une couche supérieure, dite des cellules géantes, une couche de plasmode réticulé à mailles allongées, et une lame compacte, formant sa limite inférieure, et commençant de bonne heure à dessiner de nombreuses saillies villeuses. Pendant la période d'achèvement on voit ces saillies devenir de plus en plus nombreuses et plus ramifiées, telle est la seule modification d'ensemble que subit le toit de l'excavation centrale; quant à ses modifications histologiques, elles consistent en un mode particulier de dégénérescence de la substance plasmodiale, ou, pour mieux dire, de ses noyaux.

Le développement que prennent les saillies villeuses est représenté, dans les figures 247 et 248, déjà vers la fin du second mois (du 26e au 30e jour). La figure 248 est d'une coupe médiane perpendiculaire au disque placentaire. La moitié inférieure de la figure est occupée par des parties déjà étudiées sur d'autres préparations, à savoir l'*axe mésodermique* du placenta (MA), et de chaque côté de celui-ci des lobules en voie d'achèvement, avec leurs espaces péri-

lobulaires (P, P, P) et leurs espaces centro-lobulaires (C, C, C); en haut et à gauche est le toit de l'excavation centrale, représenté seulement dans la moitié de son étendue. Comparativement à la figure 245 (planche XX), on voit que les saillies villeuses de la lame inférieure de ce toit se sont énormément développées, et cependant cette pièce n'est pas l'une de celles où ces parties présentent le développement le plus exubérant. Ces saillies se divisent et se subdivisent presque à l'infini, de sorte que, sur la coupe, la ligne limite de la *lame du toit* décrit une série d'anfractuosités de plus en plus profondes, dessinant des saillies de premier ordre (il y en a environ 8 de cet ordre sur la fig. 248), qui portent latéralement des saillies de second ordre, lesquelles sont elles-mêmes pourvues de saillies de troisième ordre, etc. — La figure 247 est une coupe horizontale de ces mêmes parties, selon le plan indiqué par la ligne 247 sur la figure 248. Ici les saillies villeuses sont encore plus accentuées, et, s'il est possible, plus subdivisées que dans la figure précédente.

Dans chacune de ces figures on voit que ces saillies villeuses se détachent d'une masse réticulée, à mailles allongées; c'est le plasmode primitif du toit de l'excavation centrale, tel que nous l'avons précédemment étudié, à un stade antérieur, d'après la figure 245. En approchant du tissu de la caduque sérotine, les mailles de ce plasmode s'élargissent (surtout sur la figure 247) et représentent de larges sinus sanguins à parois plasmodiales, en continuité avec les racines que le plasmode émet dans le tissu de la sérotine. Nous reviendrons sur ces dernières parties en étudiant la caduque sérotine.

Déjà sur ces figures 247 et 248, qui ne sont qu'à un grossissement de 16 à 18 fois, on est frappé de la différence de teinte présentée par les saillies villeuses et par le reste du toit de l'excavation; les saillies villeuses sont extrêmement foncées; le réactif colorant dont a été teintée la préparation s'est concentré en elles de façon à les rendre presque noires. C'est que dans ces saillies les noyaux, petits et très chargés de chromatine, sont accumulés en grand nombre, étroitement pressés les uns contre les autres, de sorte que ces saillies sont composées pour ainsi dire uniquement de noyaux. Au contraire le reste, le corps même du toit de l'excavation centrale, est d'une substance relativement claire, ou irrégulièrement foncée par places; c'est qu'ici les noyaux, qui se sont égale-

ment multipliés, sont cependant bien moins nombreux, accumulés seulement en certaines régions, et que les travées plasmodiales qui les contiennent sont réduites par places à leur substance propre peu colorée par les réactifs. C'est ce que va nous démontrer l'étude à un plus fort grossissement.

La figure 255 représente, à un grossissement de 300 diamètres, toute l'étendue en hauteur d'une partie du toit de l'excavation centrale, partie choisie dans l'une des régions où la hauteur de cet ensemble présente les dimensions les moins considérables, comme dans la région x de la figure 248, c'est-à-dire au niveau d'une des saillies villeuses les plus petites. En allant de bas en haut, on reconnaîtra que la constitution du toit de l'excavation centrale ne diffère guère de ce qu'elle était dans les périodes précédentes, où nous l'avons étudiée d'après les figures 237 (pl. XIX) et 245 (pl. XX). Nous trouvons toujours, en bas une *lame compacte*, dans la région moyenne une couche de plasmode réticulé, et tout en haut une couche de cellules géantes. La *lame compacte*, comme déjà aux stades antérieurs (fig. 226 et 227), contient (en LC, fig. 255) des noyaux petits et si abondamment accumulés qu'ils constituent à eux seuls cette région, c'est-à-dire les saillies villeuses, et qu'on ne peut apercevoir la substance plasmodiale à laquelle ils appartiennent; cependant cette substance plasmodiale est creusée de lacunes, dont la coupe se dessine sous la forme de larges vides arrondis placés à divers niveaux; ces lacunes contiennent du sang maternel; elles représentent encore, et presque sans modifications, les mêmes parties que nous avons étudiées dès le 14ᵉ jour (fig. 226 et 227); mais au 14ᵉ jour ces dispositions existaient dans toute l'étendue de l'ectoplacenta (fig. 226, 233, 237); actuellement elles ont disparu dans la plus grande étendue de l'ectoplacenta, qui, parcourant ses phases de remaniement et d'achèvement, a donné naissance à la substance striée des lobules avec leurs cloisons périlobulaires et leurs espaces centro-lobulaires; ces dispositions primitives ne se sont conservées que dans le toit de l'excavation centrale. C'est donc avec raison que nous avions signalé, dès le début, cette région comme une partie arrêtée dans son développement et demeurant à l'état qu'elle présente à la fin de la période de formation. — La couche de plasmode réticulé qui forme le toit de l'excavation centrale (en LM, fig. 255) est formée de travées plasmodiales dont la substance a pris un aspect presque hyalin,

transparent, sans granulations. Les noyaux se sont également multipliés ici, mais restent épars dans ces travées, ou s'accumulent par places en petits groupes; les mailles circonscrites par ces travées sont des lacunes sanguimaternelles qu'on trouve remplies de globules rouges. Enfin, à mesure qu'on examine les travées plasmodiales situées plus haut, plus près de la caduque sérotine, on y voit les noyaux plus rares et plus volumineux, et, en arrivant au contact même de la sérotine (en G, fig. 255), on voit d'une part les noyaux, très volumineux, présenter un réticulum chromatique assez nettement dessiné, et, d'autre part, le protoplasma s'individualiser en cellules distinctes autour d'un ou de plusieurs de ces noyaux; en un mot on arrive à la couche des cellules géantes qui forme la limite supérieure du toit de l'excavation. Ces cellules géantes confinent à la caduque sérotine, différant en cela seulement des cellules géantes ectodermiques que nous avons étudiées dans le paragraphe précédent et qui confinent à l'entoderme ectoplacentaire (fig. 271, pl. XXII).

L'importance que certains auteurs ont attachée à la formation que nous venons d'étudier sous le nom de toit de l'excavation centrale, nous a fait penser qu'il ne serait pas inutile de donner une série de figures qui montrent bien que cette formation n'est pas une chose surajoutée au placenta, indépendante de lui, et superposée, comme production ultérieure, à la masse principale du disque placentaire. C'est, nous l'avons montré, une partie, la région centrale de l'ectoplacenta primitif, qui subit un arrêt de développement. Nous en avons fourni la démonstration par des figures qui sont à des grossissements divers, distribuées dans des planches différentes, toutes conditions qui en rendent la comparaison difficile. Une démonstration plus frappante résulterait évidemment de figures juxtaposées, toutes au même grossissement. C'est ce que représente la figure 273; A est l'ectoplacenta de 13 jours (comparer avec la figure 219, pl. XVIII), B l'ectoplacenta de 14 jours (fig. 223, pl. XIX), C de 17 jours (fig. 236), D de 19 jours (fig. 238, pl. XX), E de 21 jours (fig. 242), F de 26 jours (fig. 254, pl. XXI); enfin en G est le placenta du second mois; la moitié droite de la figure montre le processus de lobulation commencé (fig. 243, pl. XXI) et la moitié gauche la lobulation achevée (269, pl. XXII). L'inspection de ces figures rend bien sensible la manière dont s'accroît l'ensemble du placenta, par formation de vastes masses latérales de plasmode,

masses qui grandissent à mesure qu'elles subissent le remaniement produit par la pénétration des vaisseaux fœtaux, tandis que le centre, c'est-à-dire le fond de la *calotte ectoplacentaire* primitive, ne présente qu'un accroissement relatif presque insignifiant, et, ne subissant pas la pénétration par les vaisseaux fœtaux, reste à l'état de plasmode et constitue la formation bizarre que nous avons appelée toit de l'excavation centrale.

Cette série de figures rappelle en même temps l'origine de la masse mésodermique qu'on trouve, jusqu'à la fin de la gestation, au-dessous du toit, remplissant la partie supérieure de l'excavation centrale, le reste de cette excavation s'étant transformé en *axe mésodermique* (MA, fig. 254, 253 et 269) du placenta. Ce *noyau mésodermique* (MM, fig. 247 et 248) est parcouru par de nombreux vaisseaux fœtaux, il émet des prolongements qui pénètrent entre les saillies villeuses à ramifications multiples de la face inférieure du toit de l'excavation, et s'insinuent, en se ramifiant à leur tour, entre chaque subdivision de ces saillies; mais malgré cette pénétration réciproque des parties, il arrive presque toujours, sur les coupes des pièces durcies, que le noyau mésodermique se rétracte et que ses prolongements se dégagent des interstices dans lesquels ils pénétraient, ainsi que nous l'avons vu dans la période de remaniement (fig. 242 et 245), et que nous le retrouvons dans le second mois (fig. 253) et jusqu'à la fin de la gestation (fig. 269).

A la fin de la gestation les noyaux si abondamment accumulés dans les saillies villeuses de la face inférieure du toit de l'excavation centrale présentent l'aspect de petites masses sphériques formées par de très fines granulations de chromatine; on dirait une poussière de grains chromatiques (fig. 251); pour peu que la coupe soit épaisse, ces amas granuleux se recouvrent de telle sorte qu'il est difficile de distinguer le contour de chaque noyau composant; sur des parties plus minces, où les noyaux sont moins tassés (partie droite de la fig. 251) on reconnaît que les grains chromatiques sont tassés surtout à la périphérie du noyau, dont le centre est relativement clair.

3° Autour du toit de l'excavation centrale est *la région circulaire par laquelle les gros sinus de la caduque pénètrent dans le placenta.* Les figures 248 (moitié droite), 250 et 252 sont destinées à l'étude de cette région, dont nous avons précédemment étudié la délimitation graduelle d'après les figures 239 et 245 (pl. XX). Sur

une coupe d'ensemble (fig. 248) cette région présente une extrémité interne qui se continue avec le toit de l'excavation centrale, une extrémité externe qui répond au sinus ou sillon circulaire (S, fig. 248) au niveau duquel la face supérieure du disque placentaire devient libre (nous donnerons à ce *sillon* le nom d'*utéro-placentaire*), et enfin une région moyenne, étendue de l'une à l'autre des extrémités sus-indiquées, et au niveau de laquelle l'ectoplacenta adhère à la caduque sérotine par les racines plasmodiales dont nous avons précédemment étudié la formation, racines représentées actuellement par de larges sinus sanguins (PV, fig. 248); nous aurons donc à étudier dans les diverses parties de cette région : le tissu de la caduque, celui de l'ectoplacenta et enfin la paroi de ces sinus des racines plasmodiales.

A l'extrémité interne, qui se continue avec le toit de l'excavation centrale, nous n'avons rien de particulier à signaler; toutes ces parties sont formées de plasmode réticulé, et on peut seulement remarquer (fig. 248) qu'en allant vers la substance du toit, on voit les mailles de ce réseau modifier graduellement leur forme circulaire pour devenir ovales et allongées, forme qui est propre au réseau plasmodial du toit.

A l'extrémité externe ou sillon utéro-placentaire il faut remarquer la manière dont se comporte l'entoderme ectoplacentaire (IE, fig. 248) qui revêt toute la surface libre du disque placentaire. Cet entoderme quitte le placenta, c'est-à-dire la couche de cellules géantes, pour tapisser le fond du sinus, en se réfléchissant sur la caduque, dont il revêt (en *i e*, fig. 250) une faible étendue; en effet, en le suivant alors de dedans en dehors, on voit ses cellules s'aplatir puis disparaître, à un niveau variable selon les sujets, mais toujours à une assez faible distance du fond du sillon utéro-placentaire. La couche des cellules géantes avec laquelle était en rapport cet entoderme ectoplacentaire se continue, sans se réfléchir au fond du sillon, avec les cellules géantes de la région moyenne.

Cette région moyenne est formée, en bas, par du plasmode ectoplacentaire resté à l'état primitif, sans remaniement, c'est-à-dire sans pénétration de vaisseaux fœtaux (voir les dispositions d'ensemble sur la figure 269 (pl. XXII), puis sur la figure 248 (pl. XXI). La couche limite de ce plasmode, c'est-à-dire celle qui confine immédiatement au tissu de la sérotine, présente d'ordinaire une transformation en cellules géantes ectodermiques bien dessinées,

comme le représentent (en G, G) les figures 248, 250 et 252; mais cependant ces cellules ne forment pas toujours une couche continue, et par places on trouve (fig. 252, extrémité droite) de gros noyaux disposés dans une masse protoplasmique commune. — En haut cette région est constituée par le tissu de la caduque sérotine, tissu présentant ici des caractères que nous ne trouverons pas dans les autres parties de la sérotine. En effet, par exemple au-dessus du toit de l'excavation centrale, nous aurons à signaler une dégénérescence complexe des éléments de la sérotine, dégénérescence qui en rend les éléments cellulaires méconnaissables; au contraire, dans la région que nous étudions en ce moment (S R, fig. 250 et 252) la sérotine est composée de cellules conjonctives, petites, étoilées ou fusiformes, ne présentant ni déformation, ni infiltration graisseuse, ni aucun signe de dégénérescence. Ce tissu, assez compact, forme le principal moyen d'adhérence entre le placenta et l'utérus, car tout ce qui constitue la sérotine au niveau du toit de l'excavation ectoplacentaire ne peut pas compter comme représentant un véritable moyen d'union, puisque là, comme nous le verrons bientôt, il n'y a pas à parler réellement d'un tissu, mais d'une véritable pulpe, d'un magma résultant de la dégénérescence de tous les éléments anatomiques placés à ce niveau.

C'est, nous l'avons dit, par cette zone d'adhérence du placenta à l'utérus que les gros sinus de la caduque sérotine pénètrent dans le placenta. On voit en effet sur une coupe transversale médiane (voir les fig. 253 et 254) que toutes les grandes voies de la circulation maternelle vers le placenta se concentrent, sur une pareille coupe, de chaque côté de la partie moyenne du pédicule du placenta, sur les bords de ce pédicule, entre le toit de l'excavation ectoplacentaire d'une part (T, fig. 253) et d'autre part le sinus utéro-placentaire (S, fig. 242) et la base de ce qui reste de la caduque réfléchie (C D, fig. 293). Ces grandes voies de la circulation inter-utéro-placentaire représentent, ainsi qu'il résulte de toutes nos études antérieures (revoir par exemple la série récapitulative de la fig. 273), les racines plasmodiales que l'ectoplacenta a envoyées dès le début dans le tissu de la caduque sérotine, racines dont nous avons vu, par un processus que nous avons expliqué (différences d'accroissement dans les diverses parties), la concentration se faire tout autour du toit ectoplacentaire. Ces racines canaliculées, représentant de véritables sinus utérins circonscrits par un

plasmode endovasculaire (nous avons précédemment vu que cette homologie s'imposait), se dilatent et arrivent ainsi à constituer les larges voies sanguines représentées en P V dans les figures 248 et 250. Comme pour la formation endovasculaire du lapin et de la souris, nous voyons ici la paroi plasmodiale de ces sinus subir la transformation en cellules géantes ectodermiques, par individualisation du protoplasma en corps cellulaires distincts autour de chacun des noyaux devenus très volumineux. Cette transformation n'a pas eu lieu pour le sinus P V de la figure 250; mais elle est très nette pour le sinus P V de la figure 252; quoique ici on n'ait figuré que la moitié de la circonférence de ce sinus, cette partie suffit pour montrer l'existence de deux cellules géantes constituant seules la paroi vasculaire et confinant d'autre part au tissu de cellules étoilées ou fusiformes qui constituent ces régions périphériques de la sérotine. Les autres cellules géantes représentées dans cette figure appartiennent les unes (G, G, à la partie inférieure de la figure) à la face supérieure du disque placentaire (voir les fig. 248 et 250), les autres (g, g, à la partie gauche de la figure) à la zone la plus externe de la formation dite toit de l'excavation ectoplacentaire.

Cette paroi plasmodiale des sinus inter-utéro-placentaires s'étend plus ou moins loin dans la profondeur des parties périphériques de la sérotine. En général, en arrivant au niveau de la base de ce qui reste de la caduque réfléchie (C D, fig. 253), on voit la paroi plasmodiale cesser, et les sinus utérins ont alors la structure de simples capillaires dilatés, c'est-à-dire n'ont comme paroi qu'une simple couche endothéliale. Mais parfois cette substitution de la seconde constitution à la première se fait bien plus tôt, c'est-à-dire bien plus près du placenta proprement dit. C'est ce que nous avons tenu à représenter, dans l'un des détails de la figure 250, afin de donner une idée exacte des aspects variables de toutes ces parties. Dans cette figure 250 on voit, en S S, c'est-à-dire tout prêt du placenta, apparaître un sinus utérin à simple paroi endothéliale, sinus faisant évidemment suite au large canal plasmodial (P V) qui semble venir, de par les hasards de la coupe, se terminer au même niveau.

Nous venons de parler des racines plasmodiales primitives du plasmode se tranformant en larges sinus pour la circulation inter-utéro-placentaire; cela n'a lieu que pour celles de ces racines primitives qui sont concentrées vers le pourtour du toit de l'excavation

ectoplacentaire. Cependant il existait aussi (voir par exemple les fig. 223, 226, 236 de la pl. XIX) de semblables racines plasmodiales sur toute l'étendue de la face supérieure de ce toit, racines plongeant dans la partie moyenne (et non dans les zones périphériques) de la sérotine. Ces racines, qu'on peut appeler à proprement parler les *racines plasmodiales du toit*, ne se dilatent que peu ou pas en larges sinus ; comme le toit auquel elles appartiennent, elles sont frappées d'un véritable arrêt de développement et demeurent dans leur état primitif. Bien plus, elles subissent, pendant la seconde moitié de la gestation, une atrophie et une dégénérescence qui les transforment en débris méconnaissables que nous étudierons à propos de la partie moyenne ou centrale de la sérotine; en effet ces débris dégénérés se mêlent ici à d'autres produits de dégénérescence d'origine différente, pour former cette pulpe ou magma qu'on trouve dans le centre du pédoncule du placenta.

Quelque fastidieux que puissent paraître de nouveaux détails sur la région qui nous occupe en ce moment, et quelque secondaires que soient les parties dont nous allons parler, nous n'en avons pas encore fini avec cette zone de sérotine qui occupe la périphérie du toit de l'excavation ectoplacentaire. Outre son tissu propre, outre ses gros canaux vasculaires plasmodiaux, cette sérotine présente encore par places, et d'une façon irrégulière, des sortes de vides ou pertes de substance, dont l'étude mérite de nous arrêter. Ces vides, en général circulaires, sont tels que celui dont une moitié seulement est représentée en I E dans la figure 252. On voit qu'en cette région les cellules étoilées ou fusiformes de la sérotine disparaissent; à la place du tissu relativement compacte qu'elles forment se montrent des éléments cellulaires arrondis, disposés les uns en une couche régulière autour de la cavité ou perte de substance, les autres épars irrégulièrement dans la cavité. Ces cellules sont pâles, transparentes; leur noyau rond se colore uniformément. Ces cavités confinent toujours, par un de leurs côtés, soit à la couche des cellules géantes du placenta, soit à la paroi plasmodiale d'un gros sinus inter-utéro-placentaire, au moment où il aborde le placenta, soit encore, comme dans la figure 252, aux éléments de la partie périphérique du toit de l'excavation (g, g, fig. 252). Leur interprétation pourrait se borner à les considérer comme des raréfactions locales du tissu de la sérotine, avec modifications de forme des éléments devenus libres et flottants; c'est certainement ce que ferait un

observateur qui, n'ayant pas à sa disposition toute la série des phases du développement, jugerait par simple comparaison entre les éléments voisins, dans une région donnée, à un stade donné.

Mais telle n'est pas notre méthode de procéder, et précisément ces apparences de perte de substance de la sérotine sont un nouvel exemple sur lequel nous aimons à insister pour montrer combien est sûre la méthode qui consiste à ne juger de la signification d'une partie qu'en suivant son évolution depuis son origine. Ces vides dans la sérotine, au niveau de sa ligne de contact avec le plasmode placentaire ou ses dérivés (couche des cellules géantes, couche endo-vasculaire), nous les avons figurés dès leurs premières origines; ces cellules, éparses dans ces vides, ou en revêtant la cavité d'une sorte de couche épithéliale, nous les connaissons depuis les premières phases du développement du plasmode ectoplacentaire. Reportons-nous en effet à l'époque où le plasmode vient de prendre naissance par transformation de la calotte ectoplacentaire, et où il pousse dans le tissu utérin ses racines plasmodiales. Ces racines refoulent devant elles et perforent la couche d'entoderme qui revêtait les faces latérales de la calotte ectoplacentaire (I E, fig. 209, I P, fig. 217 et 220, pl. XVIII). Il en résulte que des îlots d'entoderme ectoplacentaire sont ainsi isolés du reste de l'entoderme et forment des lambeaux entodermiques interposés entre les origines des racines plasmodiales. La figure 226 de la planche XIX nous montre plusieurs formations de ce genre. A cette époque elles peuvent être décrites comme des fentes étroites disposées par places entre le tissu de la sérotine et la face supérieure du placenta, fentes revêtues, du côté du placenta, par une couche d'entoderne. Un grand nombre de ces fentes disparaissent sans doute, car elles deviennent de moins en moins nombreuses et apparentes avec les progrès du développement. Mais quelques-unes persistent; elles s'arrondissent, et finalement donnent lieu à ces sortes de cavités tapissées plus ou moins complètement de cellules épithéliales, creusées dans la sérotine, mais confinant toujours à l'ectoplacenta ou à ses dérivés. Sur les figures 237 (pl. XIX), 239 et 245 (pl. XX), on pourra suivre les premières phases de ces transformations, dont nous avons observé tous les stades ultérieurs, sans avoir eu occasion de les représenter autrement que dans le cas qui vient de se présenter avec la figure 252. On voit donc que les éléments arrondis de la région I E de la figure 252 sont des cellules de l'entoderme

ectoplacentaire ; c'est à ces éléments que nous avons souvent fait allusion en disant, lors de l'étude de la période de formation de l'ectoplacenta du cochon d'Inde, que certaines parties de l'entoderme ectoplacentaire donneraient naissance à des formations méconnaissables.

Il ne nous reste plus, pour achever cette étude, qu'à parler de la caduque sérotine et de la caduque réfléchie.

f. Caduque sérotine. — Nous avons vu comment l'œuf du cochon d'Inde est encapsulé dans une caduque réfléchie résultant d'une hypertrophie de la muqueuse utérine dans la région antimésométrique (fig. 206), comment cette capsule de la caduque réfléchie, en même temps qu'elle perd ses connexions du côté antimésométrique, vient se souder à la muqueuse de la région mésométrique. La sérotine est la portion de caduque qui prend naissance par le fait de cette soudure (fig. 223, 236, pl. XIX) et qui constitue finalement le seul lieu d'adhérence de l'embryon et de ses annexes à l'utérus. Ces dispositions et leur mode d'origine sont du reste les mêmes chez le cochon d'Inde et chez le type rat-souris.

Ce que le cochon d'Inde présente de particulier, c'est le développement en largeur de son disque placentaire, alors que la surface d'adhérence de ce disque n'augmente presque pas (voir la série des dessins récapitulatifs de la fig. 273, pl. XXII). Il en résulte que le disque placentaire est bientôt comparable, dans son mode d'adhérence avec l'utérus, à un bouton cousu, par son centre, sur un habit, par un large et court pédicule. (Voir la fig. 242, pl. XX.) De chaque côté de ce court pédicule part la caduque réfléchie (même figure) ; mais comme celle-ci est graduellement résorbée, disparaît, et ne laisse plus comme trace de son existence qu'un lambeau appendu au pédicule du placenta (voir successivement les figures 254 et 253 de la pl. XXI), il en résulte que le pédicule du placenta s'approprie pour ainsi dire ce lambeau, s'allonge d'une étendue correspondant à l'épaisseur de ce lambeau, et apparaît finalement (fig. 269, pl. XXII) sous la forme d'un pédicule relativement long, formant une sorte de cordon qui rattache le placenta à l'utérus dans la région mésométrique. (Voir l'explication de la fig. 269.) Ce pédicule ou cordon utéro-placentaire renferme à sa partie inférieure la formation dite toit de l'excavation ecto-placentaire ; il est formé dans le reste de son étendue par la sérotine [1].

1. Cette forme pédiculée du placenta est très exagérée chez un rongeur d'Amérique. l'Agouti. En 1851, Franz Muller (Wiener Zeitschrift) décrivit ce fait singulier que chez

Or de cette sérotine, ou de ce pédoncule utéro-placentaire, nous avons déjà étudié la partie périphérique, en la désignant ci-dessus sous le nom de région circulaire par laquelle les gros sinus de la caduque pénètrent dans le placenta. Il ne nous reste donc plus qu'à étudier sa partie centrale, c'est-à-dire celle qui repose au-dessus du toit de l'excavation ectoplacentaire. Cette étude est importante, parce que cette région a fixé l'attention des anatomistes qui ont cherché à formuler diverses hypothèses pour expliquer l'origine, aux dépens d'éléments maternels, de la formation que nous appelons toit de l'excavation.

Sur les coupes totales, à la fin du premier et pendant toute la durée du second mois, cette région centrale de la sérotine apparaît comme un champ clair, parsemé de taches foncées irrégulières, se continuant graduellement en haut avec le tissu plus foncé de l'utérus au voisinage de la musculature, s'arrêtant brusquement en bas selon une ligne limite dentelée qui le sépare du toit de l'excavation; ces dentelures du toit se continuent par places, irrégulièrement, dans les taches foncées semées sur le champ clair. (Voir, en S R, les fig. 253, 254 et 269.) Déjà, avec ces figures dessinées à de faibles grossissements, et en les comparant avec celles qui représentent les stades primitifs du développement (voir les fig. 223, 226, 235, 236, de la pl. XIX), il est facile de se rendre compte de ce que peuvent être ces taches foncées disposées par traînées ondulées. Ce sont les racines plasmodiales de l'ectoplacenta, racines qui ne se sont pas développées et dilatées en larges sinus inter-utéro-placentaires, et qui sont demeurées en apparence dans leur état primitif de poussées plasmodiales. Nous allons voir qu'en réalité ces racines plasmodiales ont subi une dégénérescence très marquée. D'autre part le champ clair sur lequel se dessinent ces restes de racines plasmodiales doit être formé par les éléments

le *Dasyprocta Aguti* le placenta forme un disque qui est rattaché d'une part au fœtus par le cordon ombilical, et d'autre part à la paroi utérine par un autre cordon contenant les vaisseaux utéro-placentaires. Dans son mémoire de 1852 sur le cochon d'Inde, Bischoff déclare (*Introduction*, p. 6) que la pensée de chercher l'explication de cette disposition, fut l'une des causes qui l'ont engagé à étudier l'embryologie du cochon d'Inde, rongeur très voisin de l'Agouti, et, dans un appendice qui termine ce premier mémoire (p. 46), il déclare que le fait signalé chez l'Agouti devient facile à comprendre, en partant du cochon d'Inde et en supposant que le pédicule que la caduque forme au placenta de ce rongeur s'amincit de manière à former un simple cordon contenant les vaisseaux utéro-placentaires; dans ce cas le disque placentaire sera placé sur la partie moyenne d'un cordon allant par une de ses extrémités à l'embryon, par l'autre à l'utérus.

primitifs de la muqueuse utérine, dans laquelle ont pénétré ces racines (voir la fig. 217, pl. XVIII, et les fig. 233, 236, planche XIX); nous allons voir également que ces éléments ont subi une complète dégénérescence.

Avant de faire cette étude histologique, rappelons que lorsqu'on arrache le placenta de sa surface d'adhérence, la séparation se fait précisément dans cette caduque sérotine, dont une partie reste adhérente au placenta enlevé, l'autre à l'utérus; il y a, en un mot, rupture du pédicule du placenta, et sur la surface de rupture la sérotine apparaît comme une substance molle, pulpeuse, diffluente et grossièrement granuleuse. On peut donc faire l'étude des éléments de la sérotine en plaçant sous le microscope un fragment, je dirais volontiers une goutte de cette pulpe diffluente. On se trouve alors en présence d'éléments ou plutôt de débris d'éléments semblables à ceux qui sont représentés dans la figure 256, et dans les points 9, 10 et 11 de la fig. 249.

Mais au lieu d'opérer par dissociation sur des pièces fraîches, il vaut mieux étudier des coupes de pièces durcies et colorées, car alors on peut, en examinant les parties successivement de haut en bas, de la musculature utérine vers le toit de l'excavation, assister avec diverses phases de dégénérescences de certains éléments, et en examinant de bas en haut suivre de même les transformations et les connexions de certaines autres formes. En effet la pulpe de la sérotine provient de deux sources différentes : d'une part des cellules conjonctives du tissu utérin, d'autre part des poussées plasmodiales primitives de l'ectoplacenta.

La figure 249 (pl. XXI) montre de haut en bas les formes cellulaires qu'on voit se succéder en examinant la sérotine depuis sa partie supérieure (au voisinage de la musculature utérine) jusqu'à sa partie moyenne. Au contact de la musculature sont des cellules figurées en 1, c'est-à-dire des corps fusiformes larges et courts, à noyau net et avec les apparences d'une membrane nucléaire; ce sont, à peu de chose près, les mêmes éléments qu'on rencontre partout comme tissu conjonctif interstitiel hypertrophié de l'utérus du cochon d'Inde; ce sont les éléments des diverses formations de la caduque à ses débuts. (Voir les fig. 208, 209, 211, 217 de la pl. XVIII.) En descendant vers le centre de la sérotine, on voit ces éléments prendre les aspects représentés en 2, 3, 4, 5, 6 (fig. 249); le corps cellulaire s'hypertrophie et se transforme en une substance

granuleuse claire, réfractaire aux réactifs colorants. Nous n'avons pas fait les recherches nécessaires pour déterminer la nature de cette substance; pour le moment il nous suffit de constater son peu d'affinité pour les réactifs colorants; nous nous rendons ainsi compte de l'aspect clair du champ de la sérotine sur les coupes colorées. En même temps le noyau grossit, perd toute apparence de membrane nucléaire, et présente par contre des grains de chromatine de plus en plus nets et volumineux; ces grains se colorent fortement; les plus volumineux sont en général disposés à la périphérie des gros noyaux (voir en 4). Ces formes représentées de 1 à 6 se succèdent régulièrement, c'est-à-dire que par la juxtaposition même des éléments avec formes intermédiaires il est impossible de ne pas reconnaître qu'il s'agit là, de 1 à 6, des phases successives et directes de la transformation d'une seule et même espèce de cellule, de la cellule représentée en 1. Mais vers le centre de la sérotine les éléments sont moins cohérents; un peu de liquide est exsudé et s'interpose entre eux, les éloignant les uns des autres, en même temps que les limites des corps cellulaires deviennent diffuses et mal définies. Alors les transformations se succèdent sans régularité, et on trouve mêlées sans ordre des formes telles que celles représentées en 7, 8, 9, 10 et 11. Il n'est plus possible de suivre une filiation directe, de dire par exemple si les masses chromatiques figurées en 9 proviennent d'une fragmentation du noyau, comme semble l'indiquer le stade représenté en 7, ou bien résultent d'un grossissement graduel des boules de chromatine d'un noyau, comme le ferait croire la série de 4 à 8 et à 9. Toujours est-il que finalement les cellules primitives se réduisent à une pulpe diffluente avec amas chromatiques (en 10 et 11); ces amas chromatiques se dissocient même par places en une véritable poussière de grains de chromatine (partie gauche inférieure des éléments figurés en 11).Nous verrons que ce processus a été indiqué, sous le nom de *chromatolyse*, par Tafani, qui y voit un des modes divers de la production de ce trop fameux lait utérin. Nous n'insisterons pas; mais nous devons faire remarquer que nous avons décrit, chez le lapin, des processus de dégénérescence, sinon identiques, en tout cas extrêmement analogues, et aboutissant au même résultat final, la formation d'une pulpe diffluente dans la sérotine. Tout ce que nous venons de décrire sera suffisant pour permettre de juger de la valeur des hypothèses par lesquelles divers auteurs ont

voulu faire provenir le plasmode placentaire d'une évolution des éléments de la caduque, ainsi que nous le verrons bientôt en exposant l'histoire critique des travaux antérieurs.

Reste à examiner les taches et traînées sombres qui sont parsemées dans le champ clair de la sérotine (fig. 253, 254, 269). Ici peu de mots nous suffiront. En effet il est facile de voir que ces taches sombres émanent du toit de l'excavation ectoplacentaire; que ce sont les restes des racines plasmodiales de cette région. La dégénérescence que subissent ces fragments de racines plasmodiales est représentée dans la figure 256, qu'il suffira de comparer avec la figure 228 (pl. XIX) pour avoir une idée exacte de la véritable nature de ces parties. Ce sont des travées plasmodiales avec nombreux noyaux. La substance des travées se colore bien par le carmin aluné; elle a pris un aspect granuleux, et par places ces granulations sont disposées en séries longitudinales, telles qu'à un premier coup d'œil on croirait se trouver en présence de minces bandes musculaires. Les noyaux sont petits et accumulés par places en amas plus ou moins serrés. La constitution de ces noyaux, par des grains très fins de chromatine, est identiquement la même que celle des noyaux du toit de l'excavation, et plus spécialement de ceux de la lame inférieure ou villeuse de ce toit, tels qu'ils sont représentés dans les figures 251 et 255.

En résumé, la portion de sérotine qui forme le centre du pédicule du placenta est une pulpe formée par des éléments dégénérés, les uns d'origine maternelle, les autres d'origine fœtale. La production de cette pulpe nous paraît être, ici comme chez le lapin, un travail qui prépare et rendra facile le détachement du placenta lors de la parturition. Mais il faut noter que cette pulpe se résorbe en partie, diminue de volume vers la fin de la gestation; ainsi le champ qu'elle dessine sur une coupe est moins étendu à l'époque du terme (fig. 269), qu'à la fin du premier et au commencement du second mois (fig. 253 et 254). Du fait de cette résorption conclure que cette pulpe représente un lait utérin, c'est donner une singulière extension à cette expression de lait, ainsi que nous l'avons déjà fait observer à propos d'autres formations soumises également à une résorption graduelle.

g. Caduque réfléchie et paroi entodermique de l'œuf. — C'est à peine si nous devons dire quelques mots de ces enveloppes de

l'œuf; pour l'une, la caduque réfléchie, les dispositions sont identiques à ce que nous avons vu chez le rat et la souris; pour l'autre, la paroi entodermique de l'œuf, les dispositions à la fin de la gestation sont à peu près ce qu'elles étaient au début, puisque dès le début c'est l'entoderme proximal qui constitue la plus externe des membranes de l'œuf.

Nous avons étudié la résorption graduelle de la *caduque réfléchie*; cette résorption est assez rapide pour que déjà vers le vingt-sixième jour de la gestation cette caduque ne forme plus à l'œuf qu'une enveloppe très mince (voir la fig. 254, en CD); seule la base de cette caduque, c'est-à-dire la partie qui adhère à la région mésométrique de l'utérus, est encore relativement épaisse. Vers le trentième jour (fig. 253) ou en tout cas dès le début du second mois, la caduque réfléchie s'est déchirée après amincissement extrême et a disparu de toute la périphérie de l'œuf. Il n'en reste plus que la base, qui sur une coupe totale du renflement de gestation se présente (CD, fig. 253) sous l'aspect de deux lambeaux appendus de chaque côté du pédicule du placenta, c'est-à-dire appendus à la caduque sérotine, comme nous l'avons décrit ci-dessus. Pendant le cours du second mois ces lambeaux diminuent graduellement de dimension, et la figure 269 (en CD) montre tout ce qui en reste vers la fin de la gestation.

Dès ce moment l'œuf, qui n'a plus d'enveloppe d'origine maternelle, se trouve avoir, comme membrane la plus extérieure, l'entoderme avec ses vaisseaux omphalo-mésentériques. C'est exactement l'état où se trouvait semblablement, à la fin de la gestation, l'œuf de la souris et du rat; mais chez ceux-ci cet état ne s'était produit que graduellement, tardivement, après résorption de l'ectoderme distal, rupture de la cuticule ectodermique, dislocation et résorption de l'entoderme distal. Chez le cochon d'Inde, il n'y a eu à aucun moment d'entoderme distal, et l'existence de l'ectoderme distal (voir la fig. LVI dans le texte) a été si courte qu'elle n'a pas à entrer en ligne de compte. C'est donc dès le début que la paroi la plus externe de l'œuf a été représentée par l'entoderme (portion homologue de l'entoderme proximal des autres rongeurs), dans lequel, aux stades de formation et de remaniement, nous avons décrit l'apparition de villosités, en rapport avec la formation des vaisseaux omphalo-mésentériques. Ces dispositions ne changent pas pendant la période d'achèvement. Les villosités sont développées dans la région où cette membrane, que nous pouvons appeler paroi de la vésicule

ombilicale, vient s'attacher à la face inférieure du placenta. Longues, lamelleuses, et peu ramifiées, ces villosités sont recouvertes d'un bel épithélium cylindrique, dont la figure 272 donne une idée. Nous n'insisterons pas sur ces dispositions, ni sur l'aspect de ces cellules, tous ces détails étant ici identiques à ce que nous avons vu chez le rat et la souris.

Ces villosités à vaisseaux omphalo-mésentériques plongent, après disparition de la caduque réfléchie, dans les liquides que peut contenir la cavité utérine, et par suite peuvent servir à l'absorption de ces liquides par l'œuf, de même qu'elles n'ont certainement pas été étrangères à la rapide résorption de la caduque réfléchie. Voilà certes une disposition de nature à plaire aux partisans de la théorie du lait utérin, et nous verrons en effet, dans l'historique qui va suivre, qu'ils n'ont pas manqué de l'invoquer à l'appui de leur manière de voir.

Nous aurions aimé pouvoir terminer cette étude du placenta du cochon d'Inde par quelques considérations sur le mode de détachement du placenta lors de la parturition, et sur la restauration consécutive de la muqueuse utérine, comme nous l'avons fait pour le lapin et le type rat-souris. Malheureusement nous n'avons pas eu à cet effet une série de pièces suffisantes, et c'est une étude que nous nous proposons de reprendre à part. Le peu que nous avons pu voir à cet égard nous montre que peut-être cette recherche aura un intérêt particulier; il nous a semblé en effet que l'épithélium de la muqueuse utérine, après la parturition, se desquamait sur toute l'étendue de la loge de gestation, et peut-être même dans les intervalles de ces loges, de sorte que toute la surface interne de la cavité utérine serait mise à nu. Il y aurait donc chez le cochon d'Inde un processus analogue à celui du détachement de la caduque vraie de l'espèce humaine. C'est un fait que nous n'indiquons ici que sous toute réserve, et comme devant être le point de départ de nouvelles études.

D. — *Historique critique du placenta du cochon d'Inde.*

Dans notre étude du placenta du type rat-souris nous avons figuré et décrit la formation de ce que nous appelons la *caduque réfléchie*. Nous avons vu, dans l'historique critique qui suit cette étude, comment Ercolani et Tafani donnent à cette formation le nom de *caduque*

vraie ou de *caduque déciduale*, Ercolani ayant complètement méconnu le mode de développement de cette enveloppe complète que la muqueuse utérine fournit à l'œuf, c'est-à-dire ayant cru y voir non un encapsulement typique, par végétation et soudure de saillies de la muqueuse, ce qui correspond bien à la conception classique d'une caduque réfléchie, mais une exfoliation par clivage de la muqueuse, ce qui correspondrait alors à la notion classique de caduque vraie. Chez le cochon d'Inde nous venons de décrire longuement et de figurer le développement d'une semblable capsule formée par une caduque réfléchie; et nous verrons qu'Ercolani et Tafani ont produit ici les mêmes interprétations erronées que pour le type rat-souris. Cependant, avant Ercolani, divers embryologistes avaient bien observé quelques détails de cette formation caduque, et justifié ou tout au moins discuté l'expression de *caduque réfléchie*. Depuis Ercolani cette étude a été poursuivie et achevée, ce qui n'a pas empêché Tafani de suivre l'anatomiste de Bologne dans ses confusions et errements. Il nous a donc paru utile de traiter à part de l'histoire de cette caduque réfléchie, en extrayant des divers mémoires publiés sur le placenta du cochon d'Inde les parties qui se rapportent à cette formation caduque. Cependant nous ne saurions extraire des mémoires d'Ercolani et de Tafani leurs explications diffuses sur leur interprétation de cette partie, parce que ces deux auteurs mêlent intimement les détails qu'ils fournissent sur cette caduque avec ceux qu'ils donnent sur le placenta en général. Mais il sera facile au lecteur, après avoir eu sous les yeux l'histoire générale de la caduque réfléchie, de faire la critique des considérations éparses que présentent sur elle Ercolani et Tafani, lorsque nous reproduirons les détails de leurs études sur le placenta. Nous diviserons donc cet historique en deux parties : 1° la caduque réfléchie; 2° le disque placentaire et les autres annexes de l'embryon.

1° *Caduque réfléchie*. — Les premières indications, remarquablement exactes, sur cette formation remontent à l'année 1848. Elles sont dues à Reichert [1], dans une étude générale des enveloppes fœtales d'origine maternelle. Aux pages 90 et 100 du mémoire en question, cet auteur s'exprime ainsi : « Je n'ai pas eu l'occasion de suivre pas à pas la formation de ces caduques qui forment une enveloppe complète à l'œuf. Cependant mes études sur le cochon

1. C.-B. Reichert, Ueber die Bildung der hinfälligen Häute der Gebärmutter und deren Verhältniss zur Placenta uterina. (*Muller's Arch. f. anat.*, 1848, p. 78.)

d'Inde m'ont fourni des résultats qui éclairent singulièrement l'histoire de semblables caduques..... Le plus jeune œuf de cochon d'Inde que j'ai observé à cet égard ressemblait à un œuf de lapine âgé de quatre jours et demi. Cet œuf était, dans la cavité utérine, complètement entouré d'une épaisse caduque. En examinant la corne utérine intacte, la place occupée par l'œuf était déjà reconnaissable par un léger renflement. En pratiquant des coupes sur cette région renflée, voici ce qu'on constatait : le centre du renflement montrait une petite cavité ovale, contenant l'œuf; cette cavité était circonscrite par une véritable capsule, qui s'attachait aux parois de l'utérus par son extrémité, et dont les parties latérales faisaient librement saillie dans le canal de la corne utérine. Le tissu de cette capsule de la caduque était identique à celui de la muqueuse utérine. »

Après quelques considérations d'histologie, pour montrer que cette caduque a la même constitution que la muqueuse utérine, Reichert ajoute (pages 101 et 102) : « D'après ces faits, voici comment on peut concevoir la formation de cette caduque : l'œuf du cochon d'Inde arrive dans le canal utérin et s'y arrête; en cette région il se produit dans le parenchyme de la muqueuse une hypertrophie plastique, telle que la muqueuse se soulève tout autour de l'œuf, en l'entourant comme d'une ceinture. Il se forme ainsi, pour encapsuler l'œuf, une sorte de fourreau qui traverse la cavité utérine. Par suite de l'augmentation de volume de l'œuf, ce sac décidual se dilate, et le fourreau primitif, s'étendant par ses parties latérales, se transforme en un véritable sac, à parois épaisses, et dont on peut reconnaître cependant encore les connexions primitives avec le parenchyme de la muqueuse..... Une pareille formation caduque est bien l'analogue de la *caduque réfléchie* de l'espèce humaine; dans les deux cas c'est une partie de muqueuse utérine qui forme comme un nid dans lequel l'œuf est enveloppé. On peut, d'après mes observations, concevoir que la formation de la caduque réfléchie a lieu dans l'espèce humaine de la même manière que chez le cochon d'Inde. »

Dans son premier mémoire [1] sur l'embryologie du cochon d'Inde, Bischoff confirme la manière de voir de Reichert, avec une légère variante dans l'hypothèse sur le mode de formation, et en se gar-

1. L.-M. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens.* Giessen, 1852.

dant bien de prononcer le mot de *caduque réfléchie*, contre l'emploi duquel il devait ultérieurement s'élever. « D'après ce qu'on sait, dit-il (pages 28, 29, 31), de l'utérus de la chienne et de la lapine, on s'attendrait, en ouvrant un renflement utérin de cochon d'Inde, à trouver la cavité utérine dilatée au niveau de ce renflement. Mais il n'en est rien. Au contraire on y trouve la muqueuse extraordinairement épaissie et la lumière du canal de plus en plus réduite. Les saillies ainsi formées par la muqueuse vont à la rencontre l'une de l'autre et arrivent à se souder, de sorte que la cavité utérine disparaît à ce niveau. — Le professeur Reichert a bien décrit ces changements de la muqueuse utérine dans la région où se développe un œuf. Il a montré que cette hypertrophie de la muqueuse aboutit à la formation de la caduque, et montré ainsi que cette caduque n'est autre chose que la muqueuse formant une enveloppe à l'œuf. Il a exactement décrit comment cette hypertrophie forme d'abord une saillie circulaire qui, par soudure des bords, aboutit à la constitution d'une capsule contenant l'œuf..... Pour ma part, je crois que l'œuf se loge d'abord dans la cavité d'une glande, ou dans une cavité analogue de nouvelle formation. — Je suis porté à penser que, dans l'espèce humaine, le processus est le même que chez le cochon d'Inde. » Et un peu plus loin (page 38) : « L'œuf du cochon d'Inde, au quatorzième jour, encapsulé dans l'épaisse caduque, n'est donc plus situé dans la lumière même de l'utérus, lumière qui est oblitérée à ce niveau, mais bien dans la cavité de nouvelle formation circonscrite par cette caduque. Là l'œuf est sans adhérence, si ce n'est du côté de son extrémité dirigée vers le bord mésométrique, extrémité qui adhère à la caduque par de nombreux vaisseaux. » Enfin il décrit même la résorption de cette enveloppe, résorption telle que nous l'avons vue chez le rat, la souris et le cochon d'Inde : « Avec les progrès de la gestation, dit-il (page 42), la caduque disparaît comme enveloppe la plus externe de l'œuf : en effet elle s'amincit graduellement, de sorte que près du terme il n'en reste plus trace, si ce n'est un lambeau du côté mésométrique, lambeau qui arrive à faire masse commune avec le placenta. »

Lorsque, en 1862, Reichert entreprit, à propos de l'inversion des feuillets, ses recherches de contrôle (analysées dans le présent mémoire : deuxième partie, histoire de l'inversion), il reprit l'étude de la capsule caduque de l'œuf, et en donnant plus de détails sur sa

formation, il s'expliqua plus nettement encore sur sa signification morphologique, sur le nom de caduque réfléchie qu'elle mérite. « Chez le cochon d'Inde, dit-il dans ce nouveau mémoire (pages 129, 131, 132, 133 et 140) [1], il n'y a pas à parler de *caduque vraie*; mais il y a une *caduque réfléchie*, qui commence par un épaississement de la muqueuse utérine du côté libre de la corne, c'est-à-dire du côté opposé au mésomètre. Le côté adhérent de la corne ne prend pas part tout d'abord à cet épaississement. En examinant un utérus ouvert sur toute sa longueur, on constate que dans la région en question la lumière de la corne se rétrécit brusquement et n'est plus visible que vers le bord mésométrique..... On voit, sur une pièce où la formation de la caduque est surprise à son début, que ce retrécissement de la lumière de la corne est dû au rapprochement et même à la soudure des parois épaissies, qui partent du bord libre pour se diriger vers le bord adhérent..... En écartant et séparant les parties, on constate que la soudure n'est pas complète, mais qu'à ce niveau subsiste une petite cavité occupant le centre de la caduque, et se dirigeant transversalement, de manière à se terminer d'une part en cul-de-sac plus ou moins long du côté du bord libre, tandis que d'autre part, du côté du bord adhérent, elle se continue avec ce qui reste de la cavité utérine à ce niveau. Cette cavité est revêtue d'épithélium semblable à celui de la muqueuse utérine [2]..... A diverses reprises j'ai été assez heureux pour retrouver l'œuf dans cette cavité où il est encapsulé..... Cette capsule, résultant de la végétation et de la soudure de la muqueuse, est l'origine de la *caduque réfléchie*..... La formation de la caduque réfléchie commence donc dans la seconde moitié du septième jour après la fécondation, dans les points où s'arrête un œuf qui est alors en pleine période de segmentation. Cet œuf n'est pas, à ce moment, logé dans un diverticule de nouvelle formation, ni dans une glande, puisque le canal d'une glande utérine est presque trois fois plus étroit que le diamètre de l'ovule; il est tout d'abord libre dans la cavité de la corne, et se trouve ultérieurement libre aussi dans la cavité formée par la capsule de la caduque. »

1. Reichert (C.-B), *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Meerschweinchens.* Berlin, 1862.

Voir aussi : Campana; analyse du mémoire de Reichert *sur le développement du cochon d'Inde.* (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie,* 1865, t. II, p. 196.)

2. Nous avons vu que c'est dans cet épithélium que Reichert a cherché l'origine de *l'œuf cylindre* de Bischoff, et qu'il a donné le nom de *capsule épithéliale* à ce qui est en réalité la paroi entodermique proximale de l'œuf à feuillets en apparence inverses.

Lorsque, quatre ans plus tard, Bischoff publia ses nouvelles recherches sur le cochon d'Inde, pour réfuter le travail de Reichert, à côté de la grosse question, celle de l'inversion des feuillets, il reprit aussi celle de la capsule de la caduque; il y revient aux pages 24, 27 et 28 de son mémoire [1]. « C'est à tort, dit-il, que j'avais supposé que l'œuf va se loger dans l'orifice d'une glande utérine. Actuellement je partage l'opinion de Reichert, à savoir que l'œuf est encapsulé dans une végétation de la muqueuse..... Mais je ne vois aucune raison pour donner, avec Reichert, le nom de *caduque réfléchie* à cette végétation de la muqueuse formant une capsule autour de l'œuf. D'après les notions classiques, admises par Reichert lui-même, une *caduque vraie* est représentée par cette hypertrophie de la couche superficielle de la muqueuse utérine, y compris la couche glandulaire, hypertrophie qui a lieu dans l'espèce humaine lors de la gestation et aussi lors de la menstruation; une *caduque réfléchie* est une portion de cette caduque vraie allant former une enveloppe à l'œuf. Rien de semblable ne se passe chez le cochon d'Inde. Ici, dans le lieu où s'arrête un œuf, se produit une rapide végétation de la muqueuse utérine et de ses glandes, de manière à entourer et à encapsuler l'œuf. C'est là purement et simplement une caduque vraie, mais nullement une caduque réfléchie. D'après les explications mêmes de Reichert, il semble que cet auteur veut réserver le nom de caduque vraie pour une hypertrophie totale de la muqueuse, sur toute l'étendue de la cavité utérine, et celui de caduque réfléchie pour une hypertrophie locale, au niveau de chaque œuf qu'elle enveloppe. Mais une semblable définition n'a pas de raison d'être et est en contradiction avec l'histoire et la valeur naturelle de ces expressions. Il faut qu'il y ait d'abord une *caduque vraie*, pour qu'une *caduque réfléchie* puisse s'en détacher [2]. »

Il nous paraît évident, pour notre part, que Bischoff entame ici une simple discussion de mots, et que s'il a eu raison contre Reichert en ce qui concerne la nature de l'œuf cylindre, il a eu tort en ce qui regarde la caduque réfléchie. Cela résulte de toutes nos

1. Bischoff (L.-W.), *Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*. Munchen, 1866.

2. Dans son analyse des travaux de Reichert (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1865, t. II, p. 201), Campana dit aussi : « Ce que Reichert appelle *caduque réfléchie* n'offre que des analogies lointaines, sous le rapport anatomique, avec la véritable caduque réfléchie que nous connaissons en ovologie humaine. »

descriptions et de l'inspection de nos figures, aussi bien celles relatives au cochon d'Inde que celles de l'utérus du rat et de la souris. Mais, puisque nous en sommes à un exposé historique, nous laisserons la parole à Creighton, qui dès 1878 s'est chargé de réfuter Bischoff.

Le mémoire de Creighton est un des plus importants et des plus précis qui aient été publiés sur l'embryologie du cochon d'Inde [1]. Nous verrons plus loin qu'il a décrit, avant Laulanié, le plasmode placentaire sur lequel ce dernier auteur a tant insisté ; dans son étude de l'œuf cylindre et de la capsule épithéliale de Reichert, il confirme la manière de voir de Bischoff (*op. cit.*, pages 539 et 540). Enfin, pour la question qui nous occupe en ce moment, il a décrit avec soin et figuré (*op. cit.*, p. 533) « l'encapsulement de l'œuf qui se loge dans un réceptacle tubuliforme formé par un épaississement de la muqueuse du bord libre de la corne utérine, épaississement dont les bords se soulèvent et se rapprochent par leurs extrémités libres. L'encapsulement s'achève par la soudure de ces bords avec la partie de muqueuse correspondant à la région mésométrique. L'œuf est alors inclus dans une chambre séparée du reste de la cavité de la corne, et qui semble conserver son revêtement épithélial. La figure 2 (fig. LXXXI, en A) représente, sur une coupe longitudinale, ces dispositions vers le douzième ou quatorzième jour. Cette formation de la caduque présente un volume prédominant à sa partie supérieure, là où s'est achevé l'encapsulement, et c'est cette partie épaisse qui, ultérieurement, sera le siège des transformations qui donneront naissance au placenta. Un étranglement se produit à l'extrémité opposée, qui avait été le lieu primitif de l'épaississement de la caduque, de sorte que de ce côté la capsule n'est plus rattachée à la paroi utérine que par un court pédicule, qui se rompt bientôt (fig. 3 ; — fig. LXXXI, en B), de sorte que la continuité se rétablit entre les parties adjacentes de la cavité utérine. De ce côté la capsule s'amincit ensuite graduellement, et sa cavité s'élargit ; du côté opposé la cavité de la capsule est étroite et anguleuse et le tissu qui borde cette portion étroite représente les premières traces de la caduque sérotine ou placentaire (*b'*, fig. 3 ; — fig. LXXXI, en B). La portion de caduque qui forme la capsule est ce que Reichert a appelé la *decidua reflexa* ;

1. Charles Creighton, *On the formation of the Placenta in the Guinea-Pig*. 1re partie, *The Journal of Anatomy and Physiology*, vol. XII, 1878, p. 534.

Bischoff s'est élevé contre cette expression, qui est cependant exacte, au moins étymologiquement. Comme l'intérieur du reste de la cavité utérine ne présente aucune turgescence dans les régions où il n'y a pas d'œuf encapsulé, il n'y a rien qui représente la *caduque vraie* de l'utérus humain en gestation. »

Le fait le plus important signalé par Creighton, c'est cette rupture du pédicule graduellement aminci, qui rattachait la capsule de la caduque réfléchie à la paroi antimésométrique de la corne utérine. Nous n'avons pu trouver, dans les auteurs antérieurs, aucune mention de ce fait, en présence duquel nous paraît s'imposer le nom de *caduque réfléchie*.

Les auteurs postérieurs à Creighton n'ont fait que confirmer sa

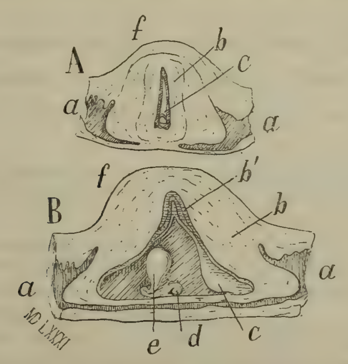


Fig. LXXXI. Fig. 2 (A) et 3 (B) de Creighton. — Légende de l'auteur : A. Section longitudinale de la caduque environ au 13e jour de la gestation; aspect à l'œil nu; grandissement d'environ trois fois; — *a*, cavité de la corne utérine; — *b*, renflement de la caduque; — *c*, cylindre membraniforme qui représente le disque blastodermique; — *d*, coupe d'une masse discoïde, qui représente le disque embryonnaire; — *e*, étranglement au niveau de l'attache de la capsule de la caduque au bord libre de l'utérus; — *f*, bord mésométrique de l'utérus. — B. Section longitudinale de la capsule de la caduque au 15e jour, grandissement d'environ trois fois; — *a* et *b*, comme précédemment; — *b'*, la formation déciduale secondaire (caduque sérotine) qui représente le placenta; — *c*, vésicule blastodermique; — *d*, embryon, avec sa surface dorsale (revêtue de l'amnios) tournée vers la cavité blastodermique; — *e*, allantoïde; — *f*, bord mésométrique de l'utérus.

description ou l'étendre à un plus grand nombre de rongeurs, de manière à montrer la signification générale de cette disposition. En 1887 a été décrit et figuré le développement de cette caduque réfléchie chez un rongeur américain, myomorphe, l'*Hesperomys* [1]. En 1888, dans un mémoire de I. Straus et Sanchez-Toledo [2], nous

1. John A. Ryder, *The inversion of the germinal layers in Hesperomys*. (*The american naturalist*. 1887. XXI, 863.)

2. I. Straus et Sanchez-Toledo, *Recherches microbiologiques sur l'utérus après la parturition physiologique*. (Annales de l'Institut Pasteur, août 1888, n° 8.)

avons fourni une note donnant le schéma complet de l'évolution de la capsule de caduque réfléchie chez le cochon d'Inde. Enfin tout récemment, chez l'*Arvicola arvalis* (Campagnol des champs) et chez un rongeur de la famille des sciurides, c'est-à-dire voisin de l'écureuil, chez le *Spermophilus citillus*, Fleischmann [1] vient de montrer qu'il se produit une formation caduque toute semblable à celle du cochon d'Inde; il décrit avec soin les détails de son évolution, s'attachant à y signaler des détails d'après lesquels il cherche à établir un rapprochement entre les transformations de la muqueuse utérine chez le lapin et chez les rongeurs à feuillets inversés [2]. Nous ne le suivrons pas ici dans ces considérations générales, nous réservant d'étudier un jour les formations caduques dans la série des mammifères [3].

2° *Disque placentaire et annexes de l'embryon.* — Nous suivrons dans cette revue l'ordre chronologique, et nous reproduirons les plus importantes des figures des auteurs cités [4]. Souvent la simple

1. A. Fleischmann, *Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagethieren.* (*Sitzungsberch. der Köngl. preuss. Akademie der Wissenschft zu.* Berlin, 1892, XXVI; pl. III.)

2. Fleischmann, dans ce mémoire, s'est proposé de démontrer qu'il y a des formes de transition entre les rongeurs qui ont une capsule de caduque réfléchie (type cochon d'Inde) et ceux qui n'en ont pas (type lapin), de même, dit-il, « qu'il a montré (*Embryolog. Untersuch.* — II. *Die Stammgeschichte der Nagethiere, die Umkehr der Keimblätter*) que l'ontogénie dite à inversion du rat et du cochon d'Inde trouve son homologie complète dans la disposition que présente les stades avancés de l'œuf du lapin et de l'écureuil ». Nous devons faire remarquer que c'est nous qui le premier avons donné cette démonstration pour le lapin (dans la partie du présent mémoire parue dans le numéro de novembre 1890 du *Journal de l'Anatomie*), et que Fleischmann a seulement retrouvé les mêmes dispositions chez l'écureuil, qu'il a décrites en 1891. Et nous ajouterons que nous avons plus complètement que lui montré ces homologies, car s'il a bien observé l'invagination de l'hémisphère supérieur de l'œuf, il ne s'est pas rendu compte de ce fait essentiel, à savoir qu'ultérieurement l'hémisphère inférieur ou distal s'atrophie complètement et est résorbé, de sorte que la superficie de l'œuf du lapin est alors formée par l'entoderme proximal, comme chez les rongeurs dits à feuillets inversés. (Voir, dans le présent mémoire, l'historique critique du placenta du type rat-souris.)

3. Signalons dès maintenant l'existence d'une capsule de caduque réfléchie chez certains insectivores, capsule qui diffère de celle des rongeurs uniquement en ce qu'elle est attachée non au bord mésométrique, mais au bord opposé de l'utérus. (Voir Hubrecht, *The Placentation of Erinaceus Europæus.* — Quart, *Journ. of. micr. sc.* Décembre 1889.)

4. Nous reproduisons ces figures surtout pour les auteurs dont les mémoires sont difficiles à trouver dans les bibliothèques publiques. Nous avons été frappé de la nécessité de faire ainsi notamment en voyant que Selenka déclare à deux reprises qu'il lui a été impossible de consulter les mémoires originaux d'Ercolani (Em. Selenka, *Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere*, Wiesbaden, 1884, pages 79 et 88); et en voyant d'autre part que Laulanié n'avait pas eu connaissance des travaux de Creighton, lequel était arrivé cependant à des résultats à tant d'égards semblables aux siens.

lecture des passages cités suffira, sans autre commentaire, pour montrer en quoi l'opinion de l'auteur s'éloigne de la réalité; d'autres fois nous aurons soin d'attirer l'attention du lecteur sur la signification réelle des faits interprétés autrement que ce qui résulte du présent mémoire. Ces interprétations erronées ont toujours eu pour cause le manque de préparations sériées, le manque des stades antérieurs au stade examiné, et dont on a voulu donner l'explication par des hypothèses plus ou moins vraisemblables.

Les deux plus importantes formations sur lesquelles il y aura lieu d'insister, sont d'une part ce que nous appelons le *toit de l'excavation ectoplacentaire* (*noyau du placenta* pour Bischoff, *organe cotylédonaire* pour Ercolani), et d'autre part l'origine ectodermique du plasmode placentaire. Quoique le cochon d'Inde fournisse si facilement un matériel d'étude pour l'embryologiste, son placenta n'a guère attiré l'attention avant 1852; un seul travail, celui de Barkow, est antérieur à cette date; puis, après les publications de Bischoff et de Reichert (1852-1866), qui attirent l'attention sur ce sujet, nous voyons se produire à courts intervalles les recherches d'Ercolani, Schäffer, Creighton, Laulanié, Pacanowski, Tafani, Lombardini, Strahl et Paladino.

1° *Barkow*. — Barkow [1] distingue trois portions dans le placenta du cochon d'Inde; le placenta maternel représenté par la caduque sérotine qui forme ce que nous avons appelé le pédicule du placenta; le placenta fœtal formé par la masse où se mêlent les vaisseaux fœtaux et maternels; enfin un *placenta accessoire*. Par analogie avec les nombreuses villosités du placenta humain, et pensant que le placenta du cochon d'Inde est également formé au début par des villosités choriales, il a pensé voir un reste de ces villosités dans les saillies vasculaires que la paroi ombilicale forme au voisinage du placenta, et c'est à ces saillies villeuses qu'il a donné le nom de *Placenta accessoria sive secundaria*.

2° *Bischoff*. — Dans son premier mémoire [2] Bischoff donne d'excellentes figures de tout ce qu'on peut voir du placenta à l'œil nu, et c'est pour cela que pour notre part nous n'en avons représenté que des coupes, renvoyant pour les dessins d'anatomie descriptive au travail de Bischoff qu'on trouve dans toutes les bibliothèques. Nous signalerons particulièrement sa planche V qui représente tous

1. Barkow (H.-C.-L.), *Zootomische Bemerkungen*. Breslau, 1851.
2. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte der Meerschweinchens*. Giessen, 1852.

les aspects de la face inférieure ou fœtale du placenta, telle qu'elle se présente après l'ouverture de l'œuf; et sa planche VII où est figuré le pédoncule du placenta en place, ainsi que le noyau pulpeux qui apparaît dans ce pédicule quand il a été rompu.

Mais quant à la nature même et la constitution du placenta, Bischoff est extrêmement sobre de détails. Pour lui le placenta est une région de la caduque pénétrée par des villosités fœtales. « La région de la caduque, dit-il (*op. cit.*, p. 39-40), à laquelle adhère une extrémité de l'œuf, représente le placenta maternel, et cet organe est déjà très développé avant que l'allantoïde y arrive et y apporte les vaisseaux fœtaux. La partie centrale en est déprimée, tandis que la périphérie forme un bourrelet de plus en plus épais. Ce bourrelet enserre, dans la partie centrale, une sorte de noyau membraneux, d'abord peu distinct et difficile à isoler. Mais après l'arrivée de l'allantoïde, c'est-à-dire vers le seizième jour, on peut constater que le bourrelet périphérique est recouvert d'une mince membrane, dépourvue de vaisseaux, qui constitue dans le centre le noyau membraneux étoilé sus-indiqué [1]. » Et plus loin (p. 41) : « L'allantoïde, en se développant de plus en plus, atteint, vers le dix-huitième jour, ce lieu d'adhérence de l'œuf à la caduque, c'est-à-dire le placenta maternel. Aussitôt l'allantoïde s'attache à ce placenta maternel et le pénètre de ses vaisseaux. Je n'ai pu faire d'observations précises sur cette pénétration des vaisseaux allantoïdiens dans le placenta maternel. Tout ce que je puis dire, c'est qu'il n'y a pas à parler de villosités ou de plis quelconques développés sur l'allantoïde et pénétrant soit dans des glandes, soit dans les intervalles de plis de la caduque..... Les vaisseaux allantoïdiens pénètrent dans le centre du placenta, et aussitôt l'allantoïde disparaît comme vésicule, n'étant représentée que par ses vaisseaux et le cordon qui les contient; dès lors l'embryon, enveloppé dans son amnios, flotte dans la cavité de la vésicule ombilicale. De son abdomen se détachent, sur le côté gauche, les vaisseaux de la vésicule ombilicale, lesquels se dirigent vers le côté libre de cette vésicule dans laquelle ils se ramifient jusque vers la région du pourtour du placenta. Du côté droit de l'abdomen, au contraire, partent les vaisseaux allantoïdiens

1. On voit par là que Bischoff a entrevu le début de la formation du toit de l'excavation ectoplacentaire, car ce *noyau membraneux étoilé*, dont il parle plus loin en l'appelant simplement *noyau du placenta*, et qu'il désigne de même dans l'explication de ses planches (voir la fig. 71 de sa planche VII), n'est autre chose que notre toit de l'excavation.

qui vont s'insérer sur le placenta..... Ces vaisseaux pénètrent dans le centre du placenta et y forment un noyau particulier, qui ressemble à une sorte d'écuelle [1]. Le professeur Barkow a bien décrit ces dispositions; il a montré que les veines placentaires, en sortant du placenta, forment un anneau autour de ce noyau, avant de plonger dans la caduque et dans le tissu utérin. Les vaisseaux allantoïdiens se distribuent non seulement dans ce noyau, mais encore dans tout le placenta, auquel ils donnent de nombreux rameaux qui rayonnent du centre à la périphérie (p. 43). »

Ercolani (1869, 1870, 1877). — Dans son premier mémoire [2] il n'accorde qu'une courte mention au placenta du cochon d'Inde. Il a entrevu les noyaux du plasmode des canalicules sanguimaternels, et ce sont ces éléments qu'il décrit en disant (*op. cit.*, p. 186) : « Chez le lièvre, mais beaucoup mieux chez le lapin et chez le cochon d'Inde (cavia cobaya), lorsque le placenta est complètement formé, on voit que les anses vasculaires, très nombreuses et très compliquées, qui en constituent la portion fœtale, sont entourées par une couche de grandes cellules de la sérotine, qui ont l'apparence de gros corpuscules du tissu conjonctif. »

Dans son mémoire de 1870 [3], il donne comme le commentaire de l'idée si brièvement formulée précédemment, et il l'accompagne d'une figure (reproduite dans la fig. LXXXII ci-contre), dans laquelle il est facile de reconnaître un fragment de lobule placentaire (en *a* et *f* est la cloison interlobulaire avec ses grandes lacunes sanguimaternelles, *f*; — en *b*,*c*,*d*,*e* est la substance striée du lobule). Il explique cette figure de la manière suivante (*op. cit.*, 1870 p. 40) : « Pour se former une idée exacte, quoique assez grossière, de la structure du placenta du cobaye, il n'y a qu'à imaginer une éponge dont les vides nombreux et irréguliers sont occupés par les villosités vasculaires fœtales. En réalité les parties solides ou travées de l'éponge sont formées par l'organe glandulaire ou portion maternelle du placenta (*a*,*b*,*c*, fig. LXXXII), et les vides de l'éponge (*f*,*d*,*e*) ne sont autre chose que les vaisseaux fœtaux qui pénètrent le placenta. La masse de ce placenta est subdivisée par une série de cloisons peu épaisses parcourues par les troncs princi-

1. On peut suivre cette description sur les figures 238 et 242 de notre planche XX.
2. Ercolani, *Mémoires sur les glandes utriculaires de l'utérus*, et *sur l'organe glandulaire de nouvelle formation*, etc. (Trad. franç. par Bruch et Andreini. Alger, 1869.)
3. Ercolani, *Sul processo formativo della porzione glandulare o materna della Placenta*. Bologna, 1870.

paux (*f*) des vaisseaux fœtaux; ces cloisons, figurées en *a*, *a*, sont formées d'un tissu homogène de cellules de la sérotine [1]. Sur les bords de ces cloisons, limitant une série de cotylédons, ces troncs fœtaux se subdivisent en vaisseaux plus petits (*d*,*d*), qui sont entourés de couches cellulaires moins épaisses (*b*,*b*); enfin, dans la portion centrale de chaque cotylédon, il y a à peu près une quantité égale de parties fœtales ou vasculaires et de parties maternelles ou cellulaires. Dans cette région l'intrication des vaisseaux est très compliquée et telle que, sur les coupes verticales aussi bien que sur les

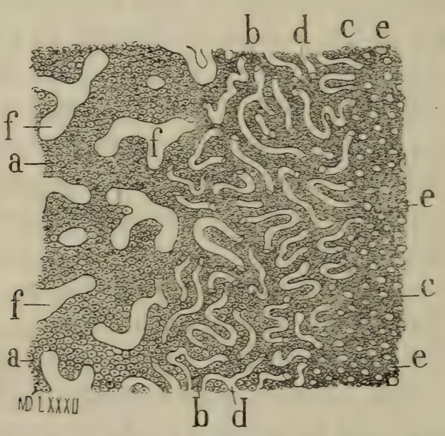


Fig. LXXXII. Ercolani, 1870, pl. V, fig. 4. — Légende d'Ercolani : Coupe verticale du placenta complètement formé du Cavia Cobaya; — *a*, portion d'une des grandes cloisons verticales de cellules de la sérotine divisant le placenta en nombreux compartiments ou cotylédons; dans ces cloisons sont les gros vaisseaux fœtaux (*f*). — Au voisinage de ces cloisons les couches cellulaires de la sérotine (en *b*), représentant jusqu'à la fin de la gestation la portion maternelle du placenta, sont moins volumineuses et les vaisseaux fœtaux deviénnent moins larges et plus nombreux. — Dans la région centrale, entre deux des cloisons sus-indiquées, les cellules de la sérotine (en *c*) deviennent encore moins volumineuses et forment une couche entourant les vaisseaux fœtaux (*e*), lesquels forment ici un réseau compliqué, tel qu'ils se trouvent tous coupés perpendiculairement à leur axe.

horizontales, les vaisseaux se présentent toujours sectionnés transversalement comme le montre la figure, en *e* [2]. »

Quant à la signification de ces prétendues cellules de la sérotine,

1. Il est donc bien évident que les *cellules de la sérotine* d'Ercolani ne sont autre chose que les éléments du plasmode (les éléments *des cloisons qui séparent les lobules du placenta,* comme le dit Ercolani lui-même); nous avons vu qu'il en était de même pour ces prétendues cellules de la sérotine chez le lapin et chez la souris. Mais ce ne sont pas les vaisseaux fœtaux, c'est le sang maternel qui circule dans les lacunes de ces cloisons interlobulaires.

2. Il n'en est rien. En disposant d'un plus grand nombre de coupes, Ercolani en aurait trouvé où les canalicules sanguimaternels (*e*, *e*, de la fig. LXXXII) n'auraient pas été coupés transversalement, mais bien longitudinalement, de manière à donner à la substance du lobule son aspect strié (*substance striée du lobule*).

Ercolani se livre, à ce propos, à ces mêmes considérations, déjà citées pour le lapin et le rat, sur l'*élément cellulaire de nouvelle formation*, représentant l'*organe* glandulaire du placenta. « De même que, dit-il (*op. cit.*, 1870, p. 62-63), l'élément cellulaire épithélial représente l'élément fondamental de tout organe glandulaire, de même l'élément cellulaire de nouvelle formation, quelles que soient sa forme et sa masse, représente l'élément fondamental de l'organe glandulaire ou portion maternelle du placenta, quel que soit le degré de complication et de développement auquel il arrive dans les diverses espèces animales. La démonstration de ce fait important nous a été donnée par l'étude du placenta du cobaye, du lapin et du lièvre. Chez le cobaye (pl. V, fig. 4, en *a*,*b*; fig. LXXXII, ci-contre), les cellules de la sérotine demeurent jusqu'à la fin de la gestation en contact immédiat avec les vaisseaux de la portion fœtale, et on trouve ainsi, d'une manière permanente, une disposition qui n'existe qu'au début et d'une manière transitoire dans le placenta humain, dans le placenta de la jument, et dans celui de la biche. On peut donc dire que le placenta achevé du cobaye représente un arrêt de développement, figurant les premiers degrés de formation du placenta humain et du placenta de divers animaux, c'est-à-dire la néoformation directe des cellules de la sérotine. »

Son mémoire de 1877 [1] est plus riche en détails descriptifs et produit des faits nouveaux (noyau en forme de cotylédon de ruminant).

Ce sont d'abord des détails relatifs à la caduque, et l'historique donné précédemment sur la caduque réfléchie, ainsi que ce que nous avons dit à propos de l'histoire du placenta du type rat-souris, permettra facilement au lecteur de comprendre ce que Ercolani entend par *caduque déciduale* (qui est notre caduque réfléchie), et par *caduque réfléchie* (qui n'est que la partie périphérique de la sérotine ou du pédoncule du placenta). « L'étude du placenta achevé du cobaye, dit-il (*op. cit.*, 1877, p. 21, 22 et suivantes), présente des particularités anatomiques du plus haut intérêt. Je n'ai pu suivre les premières phases de son développement, moins heureux ici que pour le rat. Peu après l'arrivée de l'ovule dans l'utérus,

1. Ercolani, *Sull'unità del tipo anatomico della Placenta nei mammiferi. e nell'umana spécie*. Bologna, 1877. — Voir aussi : Louis Vella; Analyse du mémoire d'Ercolani *Sur l'unité du type anatomique du placenta chez les mammifères et l'espèce humaine, et sur l'unité physiologique*, etc. (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*. 1877, t. XIII, p. 531.)

j'ai vu cependant se reproduire dans la muqueuse utérine les mêmes faits que j'avais observés chez le rat dans les segments utérins où se fixe un œuf. A cette période la destruction de la muqueuse correspond exactement à ce que j'ai décrit et figuré chez le rat; mais je manque d'observations quant au développement de la caduque primitive.

« La figure 1 de la planche IV (fig. LXXXIII, ci-contre) représente la moitié d'une coupe transversale totale de l'utérus et du placenta du cobaye à son état complet de développement. La caduque déciduale (en *c*) se montre formée d'éléments anatomiques déjà altérés qui ne permettent pas de se rendre compte de la forme qu'ils ont affectée antérieurement, mais il n'y a pas de doute à concevoir sur la destruction de la muqueuse primitive et de la couche glandulo-vasculaire sous-jacente, comme le prouvent les observations sus-indiquées, relativement aux profonds changements survenus dans la muqueuse au début de la gestation, et comme le prouve aussi ce fait que la couche musculaire interne de l'utérus se trouve actuellement revêtue d'une simple couche épithéliale (voir *a* et *b*), telle que celle observée chez le rat, couche qui a pris la place de toutes les parties disparues. Une particularité remarquable de la caduque déciduale du cobaye est le revêtement épithélial qu'elle présente, aussi bien à sa surface utérine (en c′) qu'à sa surface fœtale (en c″). En effet la surface externe ou utérine de cette caduque, déjà complètement détachée de l'utérus, se montre couverte d'une couche épithéliale, dont il est difficile de dire si elle est de nouvelle formation, ou si, au contraire, elle ne serait que la zone la plus externe [1] de l'épithélium qui s'est formé sur la musculature (*b*) et qui est demeuré en partie attaché à la caduque pendant le décollement de celle-ci. D'autre part, quant au revêtement épithélial de la surface interne ou fœtale de la caduque, nous n'avons eu chez le rat qu'une preuve indirecte qu'il est de nouvelle formation ; chez le cobaye nous en avons une preuve directe, puisque nous voyons ce revêtement se continuer directement avec l'épithélium de la caduque réfléchie (en *h*), lequel a chez le cobaye un développement spécial, car il recouvre non seulement le pédoncule du placenta mais encore tout le placenta lui-même, alors

1. Il y a *externe* dans le texte, mais évidemment (voir la figure) il faut lire *interne*.

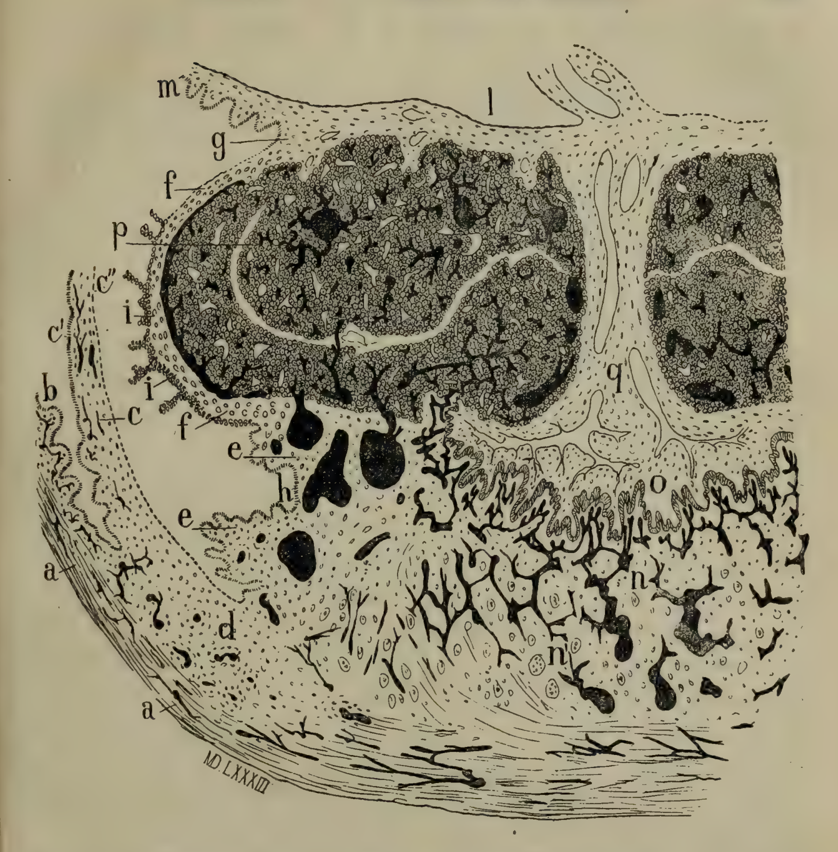


Fig. LXXXIII. Ercolani, 1877, pl. IV, fig. 1. — Légende d'Ercolani : Moitié d'une coupe transversale complète de l'utérus et du placenta achevé du Cavia Cobaja : — *a*, *a*, parois musculaires de l'utérus ; — *b*, *b*, surface interne de l'utérus couverte d'une nouvelle couche épithéliale qui représente tous les éléments de la muqueuse de l'utérus non gravide, y compris la couche glandulo-vasculaire sous-jacente, détruite au début de la gestation, pour la formation de la caduque ; — *c*, la caduque déciduale revêtue d'un épithélium spécial, aussi bien sur sa face utérine (*c'*) que sur sa face fœtale (*c''*) ; — *d*, portion de la caduque réfléchie en rapport avec la musculature utérine ; on y remarque les vaisseaux utéro-placentaires de nouvelle formation entourés de cellules placentaires ; — *e*, caduque réfléchie entourant le pédoncule du placenta ; on y remarque les gros vaisseaux placentaires qui sont en connexion avec les utéro-placentaires sus-indiqués à la base de la caduque réfléchie, et avec les capillaires irrégulièrement dilatés qui traversent le pédoncule du placenta ; — *f*, *f*, portion de caduque réfléchie revêtant le placenta et dont les éléments vont se fondre avec ceux du chorion ; — *g*, lieu de cette fusion ; — *h*, épithélium recouvrant la surface extérieure de la caduque réfléchie qui revêt le pédoncule du placenta ; — *i*, épaisse couche épithéliale, formant par places des saillies villeuses, et revêtant la caduque placentaire ; cet épithélium est en continuité avec celui qui revêt la surface fœtale de la caduque déciduale (*c''*) ; — *l*, portion du chorion qui adhère au placenta ; — *m*, portion libre du chorion ; — *n*, pédoncule du placenta ; on y remarque : 1° le réseau de capillaires placentaires irrégulièrement dilatés ; 2° les dimensions diverses des éléments cellulaires néoformés (n'') et dont quelques-uns sont gigantesques ; — *o*, portion centrale ou cotylédonaire du placenta ; — *p*, portion périphérique ou vasculaire du placenta, dans laquelle les vaisseaux fœtaux viennent au contact des couches cellulaires qui revêtent les vaisseaux maternels ; — *q*, cavité du placenta remplie de tissu chorial que traversent les vaisseaux fœtaux se rendant à la portion cotylédonaire.

même que celui-ci est arrivé à son complet développement (voir en *f*) [1]. »

« Quant à sa forme générale, le placenta du cobaye se présente comme pédonculé et toute sa superficie, excepté la région centrale de la face fœtale, adhérente au chorion (en *l*), est, comme il vient d'être dit, recouverte par la caduque réfléchie, présentant des caractères différents dans la portion qui revêt le pédoncule du placenta et dans celle qui revêt le placenta lui-même. »

« Tout autour du pédoncule du placenta (en *e e*) la caduque réfléchie forme de larges plis frangés recouverts d'une couche épithéliale, le tout donnant l'idée d'un plissement festonné de la muqueuse utérine primitive hypertrophiée; mais on constate facilement qu'il s'agit ici d'une néoformation en ayant égard à la nature des éléments cellulaires arrondis et si spéciaux qu'on observe à la partie interne de cette caduque (en *n'*), éléments qui sont en continuité avec ceux qui forment le pédoncule du placenta, et sont complètement différents des corpuscules ordinaires du tissu conjonctif; il faut aussi tenir compte de l'absence complète de glandes utriculaires et des caractères spéciaux des gros vaisseaux utéro-placentaires qui parcourent cette région (en *e*). Dans la région où cette portion de la caduque réfléchie se continue sur la couche musculaire utérine (en *d*) on a encore une meilleure preuve de sa néoformation, en trouvant ici un grand nombre de vaisseaux utéro-placentaires qui, transversalement sectionnés, se montrent entourés de cellules de nouvelle formation. Cette disposition, que j'ai observée seulement en cette région de la caduque réfléchie chez le cobaye, correspond exactement avec celles que j'ai observées et décrites en recherchant le processus de formation du placenta chez le lapin, et en montrant que chez celui-ci les cellules de la sérotine dérivent des parois de vaisseaux dus eux-mêmes à une néoformation. Ainsi, dans cette région limitée de la caduque réfléchie du cobaye, alors même que le placenta est arrivé au terme de son développement, nous trouvons une confirmation de mes idées sur l'origine des cellules de la sérotine ou cellules placentaires. Et ce n'est pas seulement la caduque réfléchie entourant le pédoncule du placenta qui présente des caractères

1. Est-il besoin de remarquer que la face externe du placenta (en *f*) est recouverte par l'*entoderme ecto-placentaire* et non par l'épithélium utérin, non par une caduque ou formation quelconque d'origine utérine? Du reste l'entoderme ecto-placentaire a échappé à tous les auteurs, aussi bien pour le cochon d'Inde que pour le rat et la souris.

importants pour exclure tout doute possible sur l'existence d'une néoformation, mais la même démonstration résulte également de l'étude de la portion de caduque réfléchie qui revêt la plus grande partie de la surface du placenta (en *f*.).

« Ce revêtement spécial fourni à la surface externe du placenta par la caduque réfléchie, revêtement que je n'ai observé que chez le cobaye, est formé de grandes cellules sérotines, très caractérisées dans la région où la caduque réfléchie passe du pédoncule placentaire sur le placenta lui-même [1] ; leur volume décroît graduellement à mesure qu'on les suit vers la région où pénètrent les vaisseaux fœtaux et où le chorion adhère au placenta. Du côté de la substance du placenta cette couche de caduque réfléchie recouvre une sorte de sinus vasculaire superficiel, tandis que du côté externe elle est revêtue d'un épithélium à épaisseur inégale et formant des saillies irrégulièrement éparses. Ce singulier épithélium est en continuité directe avec la couche épithéliale uniforme qui revêt la caduque réfléchie entourant le pédoncule [2] et avec celle qui revêt la superficie de la caduque déciduale, nouvelle preuve qu'il ne saurait y avoir aucun doute sur la néoformation de cette dernière » (page 24).

« La partie centrale du pédoncule du placenta (en *n*) est formée d'un tissu mou et délicat que constituent des éléments anatomiques de dimensions diverses, représentant des cellules géantes à petits noyaux arrondis, le tout répandu dans une masse de protoplasma à apparence gélatineuse. Au milieu de ce singulier tissu, qui a pris la place des éléments primitifs de la muqueuse utérine, on voit un réseau de capillaires sanguins irrégulièrement dilatés et qui représentent les vaisseaux útéro-placentaires [3]. »

C'est dans ce même mémoire qu'Ercolani signale pour la première fois ce que Bischoff avait appelé le *noyau du placenta*, et que nous nommons, pour rappeler son origine et sa signification morphologique, *toit de l'excavation ectoplacentaire*. On va voir comment Ercolani considère cette formation comme homologue d'un coty-

1. Ceci est une description des *cellules géantes ectodermiques* (voir la fig. 271 de notre planche XXII), formant une couche revêtue par l'entoderme ectoplacentaire. (Voir la note précédente.)

2. La vérité est que l'entoderme ectoplacentaire s'arrête sur le pédicule du placenta, comme le montrent les figures 248 et 250 de notre planche XXI.

3. Ce *singulier tissu* est la pulpe du pédoncule du placenta, pulpe dans laquelle nous avons démontré en effet la présence d'éléments dégénérés, les uns d'origine maternelle (méritant réellement le nom de cellules de la sérotine), les autres d'origine fœtale (racines primitives du plasmode ectoplacentaire).

lédon de ruminant. « Très singulière, dit-il (*op. cit.*, p. 24), à un autre point de vue, est la composition anatomique du placenta du cobaye : en effet, si déjà chez le rat nous avons vu qu'on peut distinguer deux parties dans le placenta, cette distinction se présente chez le cobaye avec ce caractère particulier que la portion, que chez le rat je nomme glandulaire, affecte ici la forme exacte d'un cotylédon de vache (en *o*, figure LXXXIII); je lui donnerai donc le nom de portion cotylédonaire, réservant à l'autre portion le nom de placenta proprement dit, parce que dans cette dernière les rapports des éléments fœtaux avec les éléments maternels sont les mêmes que dans le placenta des carnassiers (en *p*). Pour se former une idée exacte de la structure du placenta du cobaye il faut se figurer un entonnoir vide et fermé à sa partie inférieure étroite. La partie annulaire supérieure et périphérique (en *p*) est formée par la portion placentaire proprement dite; la partie iuférieure ou cul-de-sac de l'entonnoir est formée par la portion cotylédonaire (en *o*); la cavité de l'entonnoir est entièrement remplie par le tissu du chorion (*q*).

« La portion cotylédonaire (*o*) émane de ce singulier tissu que j'ai décrit comme formant le pédoncule du placenta et a la forme d'une coupe dont le fond concave est élégamment ondulé et festonné, ce fond étant constitué par une couche continue, mais d'épaisseur inégale, de cellules toutes semblables, étroitement pressées les unes contre les autres, entre lesquelles, au niveau des plis saillants sus-indiqués, est disposé un riche réseau de petits vaisseaux irrégulièrement dilatés. Toute la cavité de cette portion cotylédonaire est complètement remplie de tissu chorial (*q*) au milieu duquel se ramifient les vaisseaux fœtaux. L'identité de cette portion du placenta du cobaye avec un petit cotylédon de vache serait parfaite si les éléments du chorion n'adhéraient à la surface de la couche ondulée des cellules ci-dessus décrites, cellules qui ne sont autre chose que des éléments de la sérotine disposés comme le sont les cellules placentaires d'un cotylédon de vache. En effet chez la vache la portion fœtale et la portion maternelle sont bien distinctes l'une de l'autre, tandis que chez le cobaye il n'y a d'épithélium ni sur l'une ni sur l'autre de ces parties qui sont intimement fusionnées. Pour donner une idée exacte de la constitution de cette portion cotylédonaire du placenta du cobaye, j'en ai fait représenter un fragment examiné à un fort grossissement (500 diamètres) dans la figure 3 de la plan-

che 4 (fig. LXXXIV, ci-contre). En *b* est la couche de cellules qui revêtent le fond de la cavité cotylédonaire; en *a* est le réseau des capillaires maternels dilatés et des parois desquels est émanée la susdite couche cellulaire ondulée; enfin en *c* et *d* est le tissu du chorion avec ses vaisseaux, montrant ainsi nettement quels sont ici les rapports de la portion fœtale avec la maternelle [1]. »

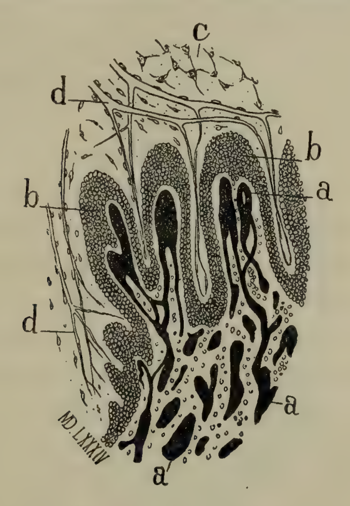


Fig. LXXXIV. Ercolani, 1877, pl. IV, figure 3. — Légende d'Ercolani. Un fragment de la portion cotylédonaire du placenta du Cavia. Cobaja à un grossissement de 500 fois. — *a*, *a*, réseau de capillaires irrégulièrement dilatés, appartenant au pédoncule du placenta; — *b*, couche cellulaire irrégulièrement épaisse et festonnée qui forme le fond de la partie centrale ou cotylédonaire du placenta; — *c*, éléments cellulaires du chorion; — *d*, vaisseaux fœtaux qui puisent les matériaux nutritifs, pour le fœtus, dans cette portion du placenta.

1. L'étude que nous avons faite de l'origine de ce toit de l'excavation ectoplacentaire a bien montré que cette formation n'a aucun rapport avec un cotylédon de ruminant. Nous compléterons ultérieurement cette démonstration lorsque nous étudierons les placentas cotylédonaires. Mais la comparaison ou homologie indiquée par Ercolani a paru séduisante, et a eu, comme nous le verrons, un grand retentissement. Pour le moment nous pouvons en citer comme exemple le passage suivant de De Sinéty.

« En comparant le résultat de mes recherches sur la mamelle et le mamelon du cobaye, avec ce que Hüss et Puech ont dit de la mamelle de la vache, j'étais arrivé à cette conclusion, qu'au point de vue morphologique, la mamelle du cobaye me paraissait présenter une forme intermédiaire entre la mamelle des ruminants et la mamelle des carnivores. — Des faits du même ordre ont été signalés tout récemment, pour le placenta du cobaye, par Ercolani... On voit dans ce placenta deux portions dont la structure est complètement différente. Ercolani émet l'hypothèse que ces deux parties, si distinctes par leur forme, ont peut-être aussi un rôle différent... Mais le fait le plus intéressant, c'est que la partie profonde, autrement dit la plus rapprochée des parois utérines, présente le type du placenta des ruminants, tandis que la partie la plus voisine du fœtus possède à peu près la structure du placenta des carnivores. Le placenta du cobaye serait donc aussi, au point de vue morphologique, un intermédiaire entre le placenta des ruminants et des carnivores. — J'ai vérifié, ces jours-ci,

Revenant alors au placenta proprement dit, Ercolani constate bien la continuité de substance entre lui et le prétendu cotylédon (en effet nous savons l'origine plasmodiale ectodermique commune de ces parties), et donne sur la composition du placenta des détails plus précis que dans ses précédents mémoires : « La couche (*op. cit.*, 1877, p. 25 et 26) de petites cellules de cette portion cotylédonaire s'étend sur tout le bord supérieur et constitue le gros anneau supérieur de l'ensemble dont j'ai comparé la forme à celle d'un entonnoir (planche IV, figure 1, en *p*; fig. LXXXIII, ci-dessus). Cette partie placentaire proprement dite est formée par une intrication de fins vaisseaux fœtaux et de vaisseaux maternels; ces derniers figurés en noir, parce qu'il s'agit d'une préparation où ils ont été injectés. Ces vaisseaux maternels sont entourés d'une couche épaisse de cellules un peu plus volumineuses que celles précédemment décrites dans la portion cotylédonaire, et dans la masse formée par ces cellules se ramifient les vaisseaux fœtaux, représentés incolores et vides dans la figure en question. Dans la figure 2 de la planche IV (figure LXXXV, ci-contre), j'ai fait représenter, à un grossissement de 500 diamètres, un fragment de cette portion placentaire proprement dite pour bien faire saisir les rapports des parties fondamentales. En *a* sont figurés les vaisseaux maternels injectés, entourés de tous côtés par les couches *b*, au milieu desquelles se ramifient les vaisseaux fœtaux *c*, *c*, vides et incolores. Quelques gros troncs fœtaux en *d* se montrent entourés des éléments du chorion (*e*) [1]. »

Le plus considérable des mémoires d'Ercolani est celui de 1880 Nous n'en parlerons donc que plus tard, puisque nous suivons l'ordre chronologique, qui appelle ici les travaux de Schäfer et

l'exactitude de la description donnée par Ercolani dans son dernier mémoire. » (De Sinéty, *Sur l'anatomie comparée du placenta. Soc. de Biologie*, 24 mars 1877, p. 163; et *Gaz. méd. de Paris*, 1877, n° 15, p. 185.)

1. Cette description et cette figure sont plus complètes que tout ce qu'avait donné antérieurement Ercolani sur le placenta du cobaye. En effet, il figure ici et les vaisseaux fœtaux et les vaisseaux maternels, tandis que, chose singulière, dans sa figure de 1870 (fig. LXXXII, ci-dessus), il ne figurait que des vaisseaux fœtaux (en réalité des lacunes sanguimaternelles qu'il interprétait à tort, ainsi que nous l'avons dit, comme des vaisseaux fœtaux) et ne signalait comme entrant dans la constitution du placenta que « des parties fœtales ou vasculaires et des parties maternelles ou cellulaires ». — Et cependant la présente figure est bien loin de reproduire la réalité; elle représente sans doute, mais inexactement, une région analogue à celle représentée dans la figure 263 de notre planche XXI. Ercolani n'a pas vu qu'entre les vaisseaux ne sont pas disposées des cellules, mais bien un plasmode à noyaux serrés (pris par lui pour les cellules).

de Creighton, et puisque précisément il est fait de nombreuses allusions au mémoire de Creighton dans celui qu'Ercolani a publié en 1880.

Schäfer. — Avec Schäfer nous voyons enfin paraître de véritables études histologiques sur le placenta du cochon d'Inde, et ces études, sans remonter aux premières phases du développement, s'efforcent cependant de saisir l'origine des parties.

Le mémoire de Schäfer [1] se compose de deux parties parues à une année d'intervalle.

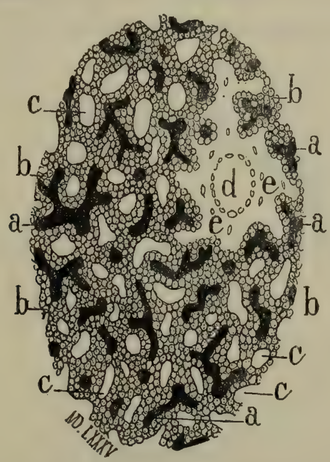


Fig. LXXXV. Ercolani, 1877, pl. IV, fig. 2. — Légende d'Ercolani : Un fragment de la portion vasculaire du placenta du Cavia Cobaja à un grossissement de 500 diamètres; — *a*, vaisseaux placentaires injectés; avec la couche cellulaire qui les revêt, ils constituent la partie maternelle du placenta; — *b*, revêtement cellulaire de ces vaisseaux maternels; il est en contact avec les vaisseaux fœtaux; — *c*, lumière de ces vaisseaux fœtaux; — *d*, gros vaisseau fœtal entouré des éléments cellulaires du chorion; — *e*, ces éléments.

Dans la première il s'occupe de l'ensemble de l'œuf cylindre, à l'exception de son bout adhérent, c'est-à-dire à l'exception de la région placentaire. Nous avons déjà vu (seconde partie du présent mémoire : Inversion des feuillets; historique) comment il déclare n'avoir pas retrouvé la capsule épithéliale de Richert, et comment il avait bien reconnu que l'ovocylindre comprend, dans ses parois, deux couches, l'extérieure hypoblastique, l'intérieure mésoblastique.

Dans la seconde partie, parue en 1877, il s'occupe de l'extrémité adhérente de l'œuf cylindre étudié sur deux pièces, qui, d'après

1. Schäfer (E.-A.), *A contribution to the history of development of the guinea pig.* — 1re partie (*Journal of Anatomy and Physiology*, 1876, vol. X, p. 772); — 2e partie (*Ibid*, 1877, vol. XI, p. 332).

ses figures, me paraissent répondre au quatorzième ou quinzième jour de la gestation. Sa description est extrêmement remarquable; pour la première fois nous voyons une représentation exacte de la calotte ectoplacentaire, au moment où la cavité ectoplacentaire commence à s'oblitérer par végétation plasmodiale de la lame inférieure; pour la première fois nous voyons tenir compte de ce que nous nommons l'entoderme ectoplacentaire. Mais ne disposant pas des stades antérieurs, l'auteur en est réduit à faire une hypothèse sur l'origine de ce premier rudiment du placenta, et cette hypothèse n'est pas heureuse, puisqu'elle l'amène à assigner à ces

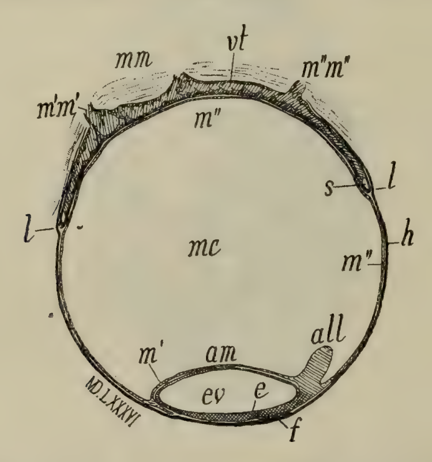


Fig. LXXXVI. Schäfer, 1877, pl. X, fig. 5. — Légende de Schäfer : Coupe totale de l'œuf, suivant l'axe longitudinal de l'embryon; — *mc*, cavité générale ou mésoblastique de l'œuf; — *all*, allantoïde; — *mm*, muqueuse utérine; — *vt*, formation vasculaire caverneuse en connexion avec la muqueuse utérine en *m′m′* et se glissant entre l'hypoblaste et le mésoblaste pariétal; — *ll*, limites du tissu utérin; — *s*, espace clair dans le bord de cette végétation vasculaire utérine; — *m′m′*, *m″m″*, bourgeons fongiformes de la muqueuse utérine. (Comparer cette figure avec notre fig. 223, planche XIX.)

parties une origine utérine. La description, courte et précise, de Schäfer, mérite plus que toute autre d'être ici reproduite en entier.

« Le pôle de l'œuf opposé à l'embryon, dit-il (*op. cit.*, 1877, p. 343), est solidement attaché à la muqueuse utérine. Au-dessous de ce pôle, l'œuf est formé par seulement deux feuillets blastodermiques, l'hypoblaste et le mésoblaste, ce dernier limitant la large cavité (planche XI, figure 5, *m c*, figure LXXXVI, ci-contre), qui occupe la plus grande partie de l'œuf et confine en bas à l'amnios. Ce mésoblaste est un simple feuillet de cellules plates appliquées contre la couche de cellules cylindriques hypoblastiques. Mais au niveau de leur lieu d'adhérence à l'utérus les deux feuillets se sépa-

rent l'un de l'autre par le fait de l'interposition entre ceux d'une végétation vasculaire émanée de l'utérus, végétation qui a perforé l'hypoblaste sur divers points et qui s'est étendue à une certaine distance entre les deux feuillets. Les dispositions des parties seront bien comprises en se reportant à la figure 5 (fig. LXXXVI, ci-contre), qui représente une coupe totale de l'œuf et de la partie des parois utérines où il est attaché. On voit que le mésoblaste *m''* forme un revêtement continu à la face inférieure de la végétation vasculaire sus-indiquée. L'hypoblaste *h*, qui sur les parties latérales de l'œuf est en contact direct avec le mésoblaste, s'en sépare, sur cette coupe, au niveau marqué en *l l*, et se continue en dehors de la végétation vaculaire, laquelle est ainsi comprise entre ces deux feuillets blastodermiques. Là où la surface de l'œuf est



Fig. LXXXVII. Schäfer, 1877, fig. 7. — Légende de Schäfer : Coupe de la formation vasculaire à la base de l'œuf, au contact avec la muqueuse utérine; — *m''*, mésoblaste formant une mince lame de cellules plates (fusiformes sur la coupe); — *vt*, tissu caverneux; — *bl*, globules du sang; — *h''*, couche de cellules épithéliales au contact de la formation caverneuse (dérivées de l'hypoblaste?); — *ep*, cellules épithéliales plus volumineuses; — — *mm*, muqueuse utérine; — *v'*, une veine utérine.

en contact avec la paroi utérine, l'hypoblaste ne présente pas longtemps la disposition d'une simple lame de cellules; les éléments épithéliaux, interposés entre la végétation vasculaire *vt*, et la muqueuse utérine *mm*, sont disposés en deux ou trois couches, présentent une forme arrondie et paraissent représenter non seulement les cellules hypoblastiques de l'œuf, mais encore l'épithélium utérin, les deux espèces de cellules étant plus ou moins fusionnées ensemble. La formation vasculaire qui est ici comprise entre les deux feuillets blastodermiques est caverneuse et provient évidemment [1] des vaisseaux (veines) de la muqueuse utérine. Ces veines utérines (pl. XI, fig. 7, *v*; fig. LXXXVII, ci-contre) ont pour parois

1. Pour quiconque n'a pas examiné tous les stades antérieurs au quatorzième jour, l'impression sera la même que celle de Schäfer en face d'une préparation telle que celle de la fig. LXXXVI, et chacun dira qu'évidemment cette formation, pleine de sang maternel, provient des vaisseaux maternels. C'est l'erreur dans laquelle nous allons voir tomber Creighton, aussi bien que Laulanié. Et comment en effet soupçonner ici

des cellules épaisses, granuleuses, à aspect épithélial[1]; et ce sont des éléments semblables, en couches plus ou moins épaisses, qui forment les couches supérieure et inférieure du tissu caverneux en question, et le traversent de façon à en cloisonner plus ou moins complètement la cavité. Ces cavités se montrent toutes pleines de sang. Des deux couches limites de ce tissu caverneux, celle qui est du côté de la lame mésoblastique est la plus épaisse et présente par places l'aspect d'un épithélium cylindrique[2]. Cette dernière dis-

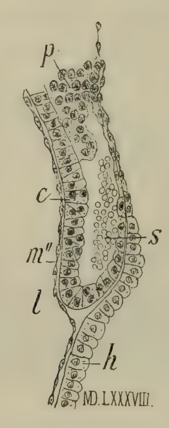


Fig. LXXXVIII. Schäfer, 1877, fig. 6. — Légende de Schäfer : Coupe du bord de la formation vasculaire, montrant le mésoblaste *m''* et l'hypoblaste *h* se séparant pour limiter un espace qui est rempli par le feuillet cellulaire *c* et par l'amas de cellules serrées (*p*). Cet espace contient des globules du sang. — (Comparer cette figure avec la partie intérieure gauche de la fig. 227 de notre planche XIX.)

position est particulièrement évidente vers le bord libre de la formation vasculaire (pl. XI, fig. 6, *l*; fig. LXXXVIII, ci-contre), où on trouve bien nettement une couche continue de cellules cylindriques

une formation fœtale ectodermique? Mais en embryologie il n'y a de choses évidentes que celles qui sont déduites pas à pas de l'étude de l'évolution d'une partie depuis sa première apparition.

1. Ces parois vasculaires, à aspect épithélial, sont, est-il besoin de le dire? les racines plasmodiales que l'ectoplacenta pousse dans le tissu de la caduque sérotine, et l'aspect de ces racines creuses est parfaitement rendu dans la figure de Schäfer. Du reste, cette figure LXXXVII pourrait parfaitement, sans modifications, recevoir la légende suivante, qui est celle des figures de notre planche XIX : — *m''*, mésoderme ectoplacentaire; — *vt*, calotte ectoplacentaire (avec la lame ectoplacentaire interne et la lame ectoplacentaire externe); — *h''* et *ep*, entoderme ectoplacentaire; — *v'*, racine plasmodiale de l'ectoplacenta. — (Comparer notamment avec la figure 227 de notre planche XIX.)

2. C'est la couche cytoblastique de Van Beneden, laquelle persiste plus ou moins longtemps. Dans tous ses détails cette description de Schäfer est d'une admirable exactitude. Il ne se trompe que lorsque, en l'absence de faits d'observation, il comble cette lacune par une hypothèse.

c en contact avec le mésoblaste. Au niveau de la séparation de l'hypoblaste et du mésoblaste, cette couche de cellules cylindriques se réfléchit et se continue pour accompagner l'hypoblaste, mais ses éléments deviennent graduellement plus petits et s'appliquent étroitement contre les cellules hypoblastiques ; de fait il est difficile de faire alors la distinction de ces deux espèces de cellules. Dans quelques points du bord de la formation vasculaire, un espace vide est limité par cette réflexion de la couche en question. Cet espace contient des globules du sang, et néanmoins il est séparé du reste des cavités caverneuses par un amas (*p*, figure LXXXVIII) de cellules pressées les unes contre les autres et qui sont évidemment dans un état d'active prolifération... En d'autres points il n'y a pas d'espace libre de ce genre, et l'amas de cellules en prolifération est en contact immédiat avec le pli de réflexion sus-indiqué. »

Creighton. — Cet auteur a publié deux mémoires sur le placenta du cochon d'Inde; leur ensemble forme incontestablement le travail le plus important qui ait paru jusqu'ici sur ce sujet. Vu leur importance, le lecteur excusera la longueur des passages que nous pensons devoir en reproduire.

Dans son premier mémoire [1], dont nous avons déjà donné un extrait à propos de l'histoire de la caduque réfléchie, il étudie avec soin la caduque sérotine, question de première importance à ses yeux, puisque c'est de cette caduque qu'il fera dériver toute la formation placentaire. Il décrit le tissu sous-épithélial, qui est l'origine de cette caduque, et voit des modifications jusque dans la musculature; « les couches musculaires longitudinale et circulaire sont, dit-il (p. 543), bien différentes et bien séparées. La longitudinale demeure comme vraie musculature de l'utérus, tandis que les éléments de la circulaire sont englobés dans l'hyperplasie du tissu sub-épithélial et perdent leur fonction de cellules musculaires, au moins dans les couches les plus voisines du tissu sub-épithélial. » Nous verrons plus loin que ce détail, qui peut paraître de peu d'importance, en acquiert une grande dans ses interprétations. Il insiste aussi sur ce que, dans ce tissu sub-épithélial les vaisseaux ont tous le caractère de simples capillaires, présentant le même calibre sur toute leur longueur, fait très exact et que nous avons précédemment signalé. Comme type de ce *primitif décidual tissu* il donne sa

1. Ch. Creighton, *On the formation of the Placenta in the Guinea-Pig.* (*Journ. of. Anat. and Physiol.*, 1878, vol. XII, p. 534.)

figure 4 (fig. LXXXIX, ci-contre), où, dit-il (p. 544), on voit : « trois vaisseaux (*a*), marchant plus ou moins parallèlement, et présentant la structure de capillaires; entre eux, ou appliquées sur leurs parois, sont les cellules déciduales. Celles-ci ont un noyau central arrondi, et un large corps cellulaire; elles sont souvent réunies en séries de manière à former des cylindres protoplasmiques, semés de noyaux, et dans lesquels il est difficile de distinguer les limites individuelles des cellules..... Cette transformation des éléments sub-épithéliaux commence dans les couches immédiatement voisines de la cavité utérine, s'étend graduellement dans les couches plus pro-



Fig. LXXXIX. Creighton. 1878, pl. XIX, fig. 4. — Légende de Creighton : Fragment du tissu primitif de la caduque, à un grossissement de 300 fois; — *a*, vaisseaux capillaires, entourés de cellules de la caduque, lesquelles adhèrent à leurs parois. — (Comparer avec la fig. 208 de notre planche XVIII.)

fondes, et arrive à porter presque sur la couche musculaire interne » (p. 545). Tout cela est très exact (voir la fig. 208 de notre planche XVIII), si ce n'est cependant qu'on distingue toujours bien les limites individuelles des cellules de la caduque; mais en portant peut-être son attention sur quelques rares endroits où ces limites sont moins distinctes, Creighton nous prépare à sa théorie, d'après laquelle le plasmode placentaire est produit par ces cellules déciduales.

Analysant son mémoire page par page, nous passerons cependant les parties de la page 559 où il parle de l'œuf cylindre et montre que sa paroi est formée par une couche de cellules entodermiques, et laissant de côté ce qu'il dit de l'embryon situé à

l'extrémité libre de l'ovo-cylindre, nous nous arrêterons avec lui sur l'autre extrémité, correspondant au bord mésométrique. « Cette extrémité (page 559) adhère d'abord à la caduque par une couche de mucus; mais son adhérence définitive et spéciale s'établit à l'aide de vaisseaux qui arrivent à la surface et pénètrent cette couche de mucus. C'est aux dépens de ces connexions vasculaires de l'extrémité mésométrique que se développe le placenta. La nature de ces connexions est mise en évidence, quoique quelques

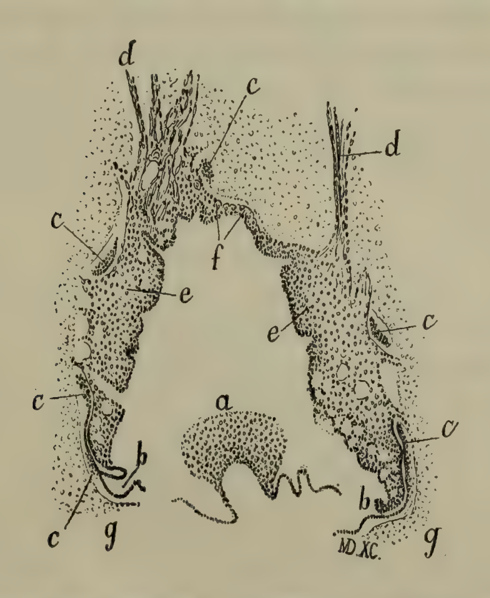


Fig. XC. Creighton, 1878, pl. XIX, fig. 6. — Légende de Creighton : Coupe de la capsule de la caduque, à un grossissement d'environ 30 fois; — *a*, coupe de l'aire embryonnaire suspendue à la vésicule blastodermique; — *b*, point où la vésicule blastodermique est invaginée par la sérotine; — *c*, la membrane blastodermique (hypoblaste) dans les intervalles entre la caduque primitive et la sérotine; — *d*, tractus de vaisseaux à épaisses parois protoplasmiques; — *e*, végétations sérotines donnant naissance au placenta; — *f*, couche de larges cellules entre la sérotine et la membrane invaginée; — *g*, extrémités brisées de la caduque réfléchie. — (Comparer avec la figure 226 de notre planche XIX.)

détails en soient encore obscurs, par les dispositions représentées dans la figure 6, pl. XIX (fig. XC, ci-contre). En suivant la paroi de l'œuf depuis la surface ventrale de l'aire embryonnaire, on voit qu'elle présente une invagination au niveau des points *bb*, et qu'elle réapparaît par places entre le tissu primitif de la caduque et la végétation spongieuse qui forme la caduque sérotine ou portion maternelle du placenta. Dans les points d'invagination *b*,*b*, la membrane de l'œuf peut être suivie d'une part, le long de la

caduque réfléchie, en bas vers le blastoderme, et d'autre part sur la surface du placenta dont elle forme le revêtement. Le long de la surface placentaire de la capsule de la caduque, les vaisseaux de cette caduque se sont développés en saillies qui ont repoussé devant elles la membrane de l'œuf, et ont produit ainsi son invagination. L'apparition de cette membrane invaginée dans divers points interrompus dans l'espace qui est entre la caduque primitive et son expansion placentaire dépend de ce que la coupe intéresse différents plis réfléchis autour d'un certain nombre de saillies qui s'irradient en partant de la surface convexe du dôme placentaire... A un stade plus avancé que celui de la figure 6 (fig. XC), mais avant que l'allantoïde arrive à la sérotine (au placenta), la surface du placenta est revêtue d'un autre feuillet, formé de cellules fusiformes, feuillet qui n'est autre chose que le mésoblaste venant doubler l'hypoblaste » (p. 560).

Toute cette description est parfaitement exacte, seulement nous savons qu'au lieu d'invagination, il y a une évagination de l'hypoblaste, par l'effet des racines que le plasmode émet de dedans en dehors, et non par poussées de la caduque allant de dehors en dedans. Nous savons aussi qu'il n'y a pas à parler, pour cette face externe ou supérieure du placenta, de mésoblaste venant doubler l'hypoblaste. Quant à cet hypoblaste, dont Creighton a, comme Schäfer, bien reconnu la nature, il s'explique très catégoriquement sur sa nature, car un peu plus loin (p. 565), il complète sa pensée, et analysant le travail de Schäfer, il dit : « D'après lui l'hypoblaste et le mésoblaste de la vésicule blastodermique se trouveraient, au niveau du placenta, séparés l'un de l'autre, et c'est dans leur intervalle que seraient développées les houppes vasculaires spongieuses, qui seraient arrivées en ce lieu en traversant l'hypoblaste. Il me semble cependant que la description que donne Schäfer de la couche de cellules de la marge du placenta, plaide plutôt en faveur de l'interprétation que j'ai défendue, à savoir que l'hypoblaste revêt et constitue la surface antérieure de la végétation vasculaire ou placentaire, par laquelle il a été refoulé et invaginé sous forme de membrane continué. »

Passant alors à l'étude histologique de cette végétation spongieuse ou portion maternelle du placenta, Creighton est le premier qui donne une bonne description du plasmode placentaire, et qui émette l'idée d'une origine vaso-formative, manière de voir qui a

été plus tard celle de Laulanié. « Le terme de sérotine, dit-il (p. 566), est employé dans différents sens; nous l'emploierons ici dans sa signification littérale, pour désigner le résultat de la transformation ultime qui, du tissu primitif de la caduque, fait naître la portion maternelle du placenta discoïde..... Cette transformation ne se produit qu'au niveau de l'extrémité mésométrique de la capsule de la caduque..... Son étude est difficile, et les explications qui vont suivre ne sauraient être considérées comme définitives sur tous les points. Pour aborder plus facilement le sujet, il convient de décrire les caractères généraux de cette formation de la sérotine maternelle. La figure 6 (fig. CX) montre une cavité centrale limitée de chaque côté par une bande de tissu (*e*), qui se présente comme faisant suite à une série de tiges ou trabécules descendant (*d*) ver-



Fig. XCI. Creighton, 1878, pl. XX, fig. 8. — Légende de Creighton : Végétation de la sérotine, produite par le bourgeonnement de ses vaisseaux à épaisses parois protoplasmiques; — *a*, région du tissu décidual primitif; — *b*, intervalles, entre les bourgeons de végétation vasculaire, dans lesquels on retrouve l'hypoblaste invaginé.

ticalement vers la cavité... En examinant ces formations à un puissant grossissement (fig. 8, pl. XX; fig. XCI, ci-contre), on constate que leur tissu est d'origine purement maternelle et qu'il acquiert un développement considérable et une structure caractéristique bien avant que les vaisseaux ombilicaux soient arrivés à son contact. C'est une masse compacte de protoplasma granuleux et nucléé, creusé de nombreuses lacunes ou vacuoles arrondies, dont les plus petites ont à peu près les mêmes dimensions que les noyaux de ce tissu. Lorsque plus tard les vaisseaux fœtaux ont pénétré dans cette partie maternelle du placenta, ce protoplasma spongieux nucléé ne présente plus son aspect primitif que par places... Le tissu bourgeonnant de la fig. 8 (fig. XCI) est caractéristique de la *sérotine* ou

formation placentaire proprement dite, et non seulement par le fait de sa structure intime spéciale, mais encore par son mode de délimitation et par ses connexions vasculaires. Sa délimitation et la manière dont il reçoit le sang maternel ne sont que deux questions se rapportant à un seul et même problème; mais il sera bon de les examiner toutes deux à part et en commençant par la seconde.

« Le tissu bourgeonnant de la figure 8 (fig. XCI), et les bandes de tissu situées de chaque côté de l'excavation centrale de la figure 6 (fig. XC) sont évidemment un épanouissement des tiges ou épaisses trabécules qui descendent verticalement à travers la caduque. Dans la figure 8 (fig. XCI) il est facile de constater que ce sont des vaisseaux à parois épaisses et que la masse protoplasmique spongieuse et nucléée qui forme la végétation de la sérotine est la suite et l'expansion de ces parois vasculaires semées de noyaux. Par suite les lacunes arrondies qui donnent un aspect spongieux à cette formation font directement suite à la lumière de ces vaisseaux. En un mot, ce tissu spongieux représente le territoire capillaire des vaisseaux caractérisés par leurs épaisses parois protoplasmiques... C'est la formation de cette épaisse paroi protoplasmique des vaisseaux qui est le fait essentiel de l'évolution de la caduque primitive en tissu placentaire proprement dit (ou caduque sérotine). Ces éléments de la caduque sérotine sont des *cellules vaso-formatives* » (p. 570).

Cependant ce qu'il entend par cellules vaso-formatives a besoin d'explications. Pour les fournir, Creighton rappelle (voir ci-dessus la fig. LXXXIX) que la caduque ne contient que des capillaires, conservant le même calibre sur toute leur longueur, qui est considérable, et passant à la description de la transformation sus-indiquée de ces capillaires (p. 571) : « Cette transformation ne se passe pas dans la mince paroi propre des capillaires, mais dans les cellules déciduales qui les entourent; de cellules périvasculaires, ces éléments deviennent cellules vaso-formatives..... En effet, on aperçoit dans la caduque des taches et traînées fortement colorées par l'hématoxyline, tandis que le tissu fondamental interposé entre ces taches paraît entrer en dégénérescence. Cette forte coloration indique des parties cellulaires dans un degré spécial d'activité plastique, tandis que les parties interposées sont formées de cellules déciduales qui tombent en détritus, ou bien qui, lorsqu'elles conservent leur individualité, deviennent vésiculeuses et

se transforment en sphères muqueuses. Les cellules fortement colorées sont des cellules vaso-formatives; elles se trouvent disposées par traînées le long des vaisseaux capillaires..... Dans cette adaptation de la caduque à la fonction placentaire un grand nombre de ses cellules déciduales sont sacrifiées, et quelques-unes seulement persistent pour évoluer en la formation nouvelle (p. 572). Les divers degrés de cette dernière transformation sont représentés dans la figure 11, pl. XX (en A, fig. CXII, ci-contre). En *a* est une cellule déciduale fortement colorée qui a pris une forme allongée par l'accroissement de son protoplasma à ses deux extrémités, et dont le noyau s'est transversalement divisé. En *b*, chaque moitié de ce noyau est devenue un centre indépendant et il en résulte que l'ensemble forme un cylindre allongé de protoplasma nucléé. En *c*, le noyau d'une large cellule déciduale se divise longitudinalement, et en *d* et *e* les noyaux nouveaux qui en résultent sont chacun entourés d'une masse de protoplasma disposé selon leur axe, de manière à former deux cylindres de protoplasma nucléé, placés parallèlement et séparés par une lumière ou intervalle bien visible. En *f* cet intervalle est devenu plus grand, et la coupe a passé à travers ce complexus cellulaire de façon à montrer la disposition creuse ou tubulaire du cylindre ainsi formé [1]... La production d'une cavité centrale tubulaire dans ces traînées vaso-formatives est mise en évidence sur des éléments vus dans d'autres directions : fig. 12, (en B; fig. CXII, ci-contre). Dans le premier état on voit, en *a*, une large cellule contenant plusieurs noyaux, dont quelques nucléoles commencent à prendre un aspect vésiculeux; en *b*, une petite cavité s'est formée dans le centre d'une cellule du même genre, cavité qui correspond au nucléus qui s'est transformé en vésicule fluide; en *c* cette lumière est plus large, et circonscrite par le corps cellulaire où les noyaux, aplatis ou allongés, sont disposés en un cercle concentrique... Ce sont là des coupes transversales de vaisseaux à épaisse paroi protoplasmique; on ne peut y apercevoir aucune trace de revêtement endothélial [2]. »

1. Tout ceci est une bonne description des tractus de plasmode (racines plasmodiales) émanés de l'ectoplacenta, tels que nous les avons représentés dans la figure 228 de notre planche XIX. En choisissant, parmi les fragments très divers de dimensions que présentent ces tractus semés dans la sérotine, en choisissant les fragments les plus petits pour passer graduellement aux plus volumineux, Creighton a cru faire une série montrant la transformation des cellules de la caduque en cylindres de protoplasma.

2. En somme ces descriptions sont remarquablement exactes et Creighton a échappé

Après ces citations, il est inutile que nous reproduisions ici les passages (p. 574 à 577) où l'auteur reprend l'ensemble de la question, et décrit les divers aspects que présentent ces vaisseaux, tantôt isolés, tantôt groupés en masses plus ou moins considérables, et comment leurs végétations refoulent la membrane de l'œuf et produisent la masse du placenta.

Jusqu'ici Creighton n'a eu en vue que le disque placentaire proprement dit, et non le toit de l'excavation ectoplacentaire (*noyau du placenta* de Bischoff, *cotylédon* d'Ercolani). C'est à cette formation qu'il consacre les dernières pages de son premier mémoire et la totalité de son second.



Fig. XCII. En A, fig. 11, pl. XX, de Creighton, 1878. — Légende de Creighton : Cellules du tissu de la caduque, en arrière du placenta, montrant les degrés successifs du processus vaso-formatif ; — *a*, cellule dont le noyau subit la division transversale ; — *b*, les deux noyaux nouvellement formés, entourés chacun de leur masse cellulaire, formant une longue colonne de protoplasma nucléé ; — *c*, cellules en division longitudinale ; — *d*, extension du corps cellulaire suivant la ligne de la division longitudinale ; — *e*, production d'un étroit espace entre les deux colonnes de protoplasma nucléé ; — *f*, production d'une lumière centrale tubuliforme dans le cordon vaso-formatif. (Comparer avec la figure 228 de notre planche XIX.) — En B, fig. 12, pl. XX, *ibid.* — Légende de Creighton : Mode de production des vaisseaux à épaisse paroi protoplasmique, selon une coupe transversale ; — *a*, large cellule, avec plusieurs noyaux, et de larges nucléoles devenus vésiculeux ; — *b*, noyaux disposés vers la périphérie de manière à entourer un petit espace central ; — *c*, l'espace central devenu plus large et représentant la lumière d'un vaisseau à épaisse paroi protoplasmique sectionné perpendiculairement à son axe. — En C, fig. 3, pl. XVI, de Creighton, 1879. — Légende de Creighton : Trois cellules des couches profondes du placenta du cochon d'Inde ; — *a*, large cellule géante, excavée et ayant ses parties périphériques bourrées de noyaux ; — *b*, cellule géante à prolongements excavés, formant une partie d'un canal sanguin et de ses branches ; — *c*, stade plus avancé du processus vaso-formatif dans une cellule géante ; la cavité est occupée par des globules rouges du sang.

« Cette portion additionnelle, dit-il (1er mémoire, chap. 5, intitulé : *Formation d'un organe placentaire secondaire derrière le placenta discoïde*), cette portion additionnelle, qui est comparable, d'après Ercolani, à un petit cotylédon de ruminant, est représentée

à l'erreur qui consiste à voir dans ces masses canaliculées de plasmode une transformation de l'endothélium vasculaire.

dans la fig. 14 (fig. XCIII, ci-contre) telle qu'elle apparaît à l'œil nu. En *e* est un demi-cercle de saillies villeuses qui se détachent de la paroi utérine et se projettent dans un espace clair (*f*). Cet espace est occupé par un tissu gélatineux d'origine fœtale, dans lequel sont disposés des vaisseaux fœtaux. Dans la figure cet espace paraît être absolument sans connexions avec le pédicule du placenta discoïde, mais dans le dessin qu'en donne Ercolani le tissu gélatineux qui le remplit est représenté en connexions avec le tissu mésoblastique de la surface antérieure du placenta par une cloison mésodermique occupant l'axe du disque placentaire [1]. Les rapports des parties maternelles et fœtales dans ce placenta secondaire sont

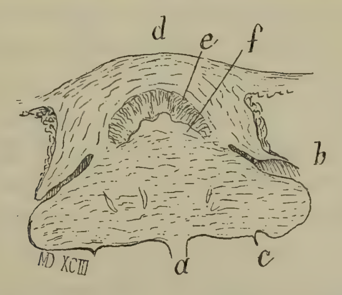


Fig. XCIII. Creighton, 1878, pl. XX, fig. 14. — Légende de Creighton : Coupe verticale du placenta entièrement développé; aspect à l'œil nu; — *a*, cordon ombilical; — *b*, caduque réfléchie; — *c*, point où les enveloppes externes de l'œuf se réfléchissent en partant de la surface antérieure du placenta; — *d*, lieu de formation des cellules géantes; — *e*, demi-cercle de végétations en forme de villosités, formant le placenta secondaire; — *f*, espace en arrière du placenta discoïde, occupé par un tissu gélatineux et des vaisseaux sanguins d'origine fœtale.

des plus simples. Le demi-cercle de saillies villeuses est une végétation du tissu de la caduque, et des vaisseaux maternels; chaque villosité a un revêtement épais de noyaux à travers lesquels est exsudé le plasma maternel. Les vaisseaux fœtaux décrivent des anses entre ces villosités maternelles; ces anses sont supportées par le tissu gélatineux mésoblastique, mais il n'y a pas ici de revêtement épithélial... D'après Ercoloni cette formation serait semblable à un petit cotylédon de la vache, mais sa constitution peut être aussi bien comparée à celle d'une portion du placenta zonaire du chat. — Dire que c'est une forme distincte de placenta sura-

1. C'est que Creighton n'a pas vu l'*axe mésodermique* du disque placentaire. Nous savons en effet que cet axe, toujours bien visible dans toute sa continuité sur les jeunes placentas, devient tortueux sur le placenta à terme, et qu'alors il est rare de voir son trajet complet sur une seule et même coupe. (Voir, à cet égard, la figure 269 de notre planche XXII.)

joutée au centre du placenta ordinaire des rongeurs est purement une manière de parler. En effet l'origine de cette partie n'est que la continuation du processus d'adaptation par lequel le placenta discoïde se développe aux dépens du tissu de la caduque primitive. » — Il s'attache alors à démontrer que cette partie est, comme le reste du placenta, le résultat d'une végétation de cellules vasoformatives. Mais nous trouverons plus de détails à cet égard dans son second mémoire.

Ce nouveau mémoire [1] est spécialement consacré à justifier la proposition émise dans le travail précédent, relativement à la portion secondaire ou cotylédonaire du placenta du cochon d'Inde, à savoir que : « Dire que c'est une forme distincte de placenta surajoutée au centre du placenta ordinaire des rongeurs est purement une manière de parler, car l'origine de cette partie n'est que la continuation du processus d'adaptation par lequel le placenta discoïde se développe aux dépens du tissu de la caduque primitive. » — Pour démontrer cette manière de voir, l'auteur admet que la transformation dite vaso-formative va s'étendre jusqu'à la musculature utérine (!) : « Quoique, dit-il (p. 174), cette portion secondaire ou additionnelle du placenta soit en apparence très différente de l'autre, plus primitivement formée, elle tire cependant son origine de ce même processus vaso-formatif qui produit le disque placentaire. Il n'y a pas d'interruption dans la continuité du processus histologique, mais il y a changement dans la nature du tissu qui en est le siège..... C'est quand la transformation des éléments de la caduque arrive jusqu'au niveau de la couche musculaire que le processus vaso-formatif présente un nouveau caractère..... Cette couche musculaire subit elle-même la transformation vaso-formative et c'est là une des causes qui établit les différences d'aspect entre les deux portions du placenta » (p. 175).

Alors il revient sur les différences entre la couche musculaire longitudinale et circulaire, cette dernière n'étant pas bien délimitée du côté de la caduque. (Nous avons eu soin de signaler précédemment le passage relatif à cette question, tout au début de son premier mémoire.) C'est pourquoi (p. 176) : « l'hyperplasie vasoformative qui s'est montrée d'abord dans les éléments immédiatement sous-jacents à l'épithélium utérin, puis s'est étendue à toute

1. C. Creighton, *Further observations on the formation of the placenta in the Guinea-Pig*. (*Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. XIII, 1879, p. 173.)

l'épaisseur de la caduque, finit par atteindre la couche musculaire circulaire elle-même. Au quinzième jour on trouve les cellules musculaires très grandies, et leur mince noyau en bâtonnet s'est dilaté en un gros corps ovoïde ou même sphérique..... » Évidemment la cause de cette singulière interprétation doit être cherchée dans les formes cellulaires que présentent les cellules de la sérotine en se transformant en pulpe du pédicule du placenta. Nous avons représenté dans la figure 249 de notre planche XXI ces transformations et cette dégénérescence des éléments de la sérotine (voir notamment les éléments figurés en 2 et 3 et qui correspondent bien aux *noyaux dilatés en un gros corps ovoïde* tels que les décrit Creighton). Au moment où se produit cette dégénérescence, il y a bien longtemps que le corps cotylédonaire d'Ercolani est formé, et on a peine à comprendre que Creighton n'ait pas eu l'idée d'examiner ce corps dans les stades antérieurs; il aurait évité ainsi de le considérer comme une formation surajoutée, à une époque postérieure, et aurait par conséquent échappé à cette singulière hypothèse qui consiste à en chercher l'origine, vers la fin de la gestation, dans une transformation des fibres musculaires. Mais continuons l'exposé de Creighton, tantôt en le résumant, tantôt en reproduisant son texte. Il explique alors (p. 177), par des considérations dans lesquelles il serait trop long de le suivre en détail, que l'hyperplasie vaso-formative développée aux dépens des éléments musculaires diffère de celle développée aux dépens de la caduque, parce que la caduque est richement vascularisée tandis que la couche musculaire renferme surtout des vaisseaux qui ne font que la traverser. L'effet de cette différence dans l'irrigation sanguine est l'abondante production, au niveau de la couche musculaire hyperplasiée, de grands blocs multinucléés connus sous le nom de cellules géantes. — A partir de ce point, ses explications deviennent si hypothétiques, si métaphysiques, dirions-nous volontiers, qu'il nous faut reproduire ses termes mêmes, de crainte de les altérer par une analyse (p. 178) : « Quelle est la signification de ces masses multinucléées dans cette région? La réponse à cette question est donnée par l'étude de leur développement ultérieur. Ces masses n'ont pas toutes la même destinée. Il est facile de constater que quelques-unes d'entre elles se creusent de cavités, de manière à devenir des sinus sanguins, dont les parois sont formées par les noyaux devenus marginaux. Deux cellules montrant cette

transformation sont représentées dans la figure 3, en *b* (Voir la fig. XCII, en C); il est vraisemblable que le protoplasma foncé et fortement granuleux se résout en une masse de globules sanguins. Mais le plus souvent la transformation vaso-formative de ces cellules géantes se fait autrement, la lumière du canal sanguin apparaissant non dans le centre de la cellule, mais dans les espaces intercellulaires limités par les noyaux serrés de deux cellules voisines. Plusieurs des masses multinucléées ont leurs noyaux accumulés seulement vers l'un des angles ou des bords, et les bords nucléés de deux cellules de ce genre forment, par leur opposition, la paroi nucléée des conduits sanguins. Alors la partie non nucléée du protoplasma paraît tomber en dégénérescence. »..... « Ces tractus vasculaires, produits par l'association de productions de ce genre, sont caractéristiques de la partie profonde du placenta du cochon d'Inde et spécialement de sa portion secondaire ou cotylédonaire..... Poursuivis jusqu'au niveau de la surface libre de cette portion, ces tractus forment les saillies villeuses qui sont représentées dans la figure 5 (figure XCIV, ci contre), et qui sont caractéristiques de la portion secondaire ou cotylédonaire du placenta. Le bord et l'extrémité libre de ces saillies en forme de villosité renferment des noyaux étroitement serrés les uns contre les autres, mais leur intérieur n'est en somme qu'une expansion uniforme de protaplasma granuleux..... Les vaisseaux fœtaux sont appliqués à la surface de ces villosités ou cotylédons, formant une série d'anses qui alternent avec les saillies villeuses. Cette disposition est la même, d'après Ercolani, que dans le placenta des ruminants. » — Et plus loin (p. 180) : « Le contraste entre le processus vaso-formatif dans les parties profondes et les parties superficielles est facile à établir. A la surface, les larges cellules périvasculaires se fusionnent en cordons vaso-formatifs, chaque cellule conservant par places une indication de son individualité. Dans les couches profondes, au contraire, les éléments vaso-formatifs sont de grosses masses multinucléées et les parois vasculaires sont comme découpées aux dépens d'une matrice commune de protoplasma multinucléé. De cette découpure résultent des pièces linéaires qui sont plus particulièrement utilisées pour la formation de conduits vasculaires, et des blocs cubiques ou sphériques qui, placés entre les traînées linéaires vasculaires, subissent en général le processus de la nécrose..... Ces changements subséquents des masses multi-

nucléées montrent que certaines parties du tissu hyperplasié arrivent à se vasculariser, tandis que d'autres n'y parviennent pas. Il y a réellement une sorte de sélection qui amène certains éléments à l'état de tractus vasculaires, tandis que les autres tombent en dégénérescence. Les cellules géantes qui arrivent à prendre part à la formation d'un sinus sanguin ne tombent pas en dégénérescence; mais pour les cellules géantes qui ne participent pas au processus vaso-formatif, il n'y a d'autre alternative que de subir la transformation caséeuse, ou de se résoudre en un détritus » (p. 181)[1].



Fig. XCIV. Creighton, 1879, pl. XVI, fig. 5. — Légende de Creighton : Villosités terminales ou cotylédons du placenta secondaire du cochon d'Inde. (Comparer avec la figure 255 de notre planche XXI.)

Nous verrons dans un instant que Laulanié, par ses études sur le placenta du cochon d'Inde, a été amené à entreprendre une étude des cellules géantes en général. Or, chose singulière, les

1. Il faut avouer qu'il n'est pas facile en effet de se reconnaître au milieu des *détritus*, selon l'expression fort juste de Creighton, qui forment la pulpe de la sérotine dans le milieu du pédoncule du placenta. Nous avons vu que ces détritus sont de deux ordres, les uns provenant des cellules de la sérotine (fig. 249, pl. XXI), les autres des tractus plasmodiaux émis, sous forme de racines, dans cette sérotine (fig. 256, pl. XXI). Faute de notions sur les premières phases du développement, Creighton a confondu toutes ces formes et a voulu établir entre elles une seule et même filiation. Il est évident, par exemple, que les éléments représentés dans la fig. 3 de sa planche XVI (reproduits en *C* dans la fig. XCII) sont les mêmes que nous avons représentés dans la fig. 256 de notre planche XXI. — Quoi qu'il en soit, ces explications embarrassées de Creighton sont un type des hypothèses laborieuses par lesquelles, en l'absence de préparations sériées, comprenant tous les stades d'un développement, l'observateur se croit obligé de combler ces lacunes: ces hypothèses pourraient, par hasard, rencontrer la vérité; les longues critiques historiques auxquelles nous nous livrons dans ce mémoire montrent que toujours elles se sont égarées loin de la vérité.

mêmes circonstances ont amené Creighton aux mêmes tentatives de généralisation, et son mémoire sur le placenta fut aussitôt suivi d'une étude sur les cellules géantes du tubercule. Nous ne le suivrons pas dans les théories de ce nouveau travail [1]. Mais ce mémoire débute par un résumé de ses études sur le placenta, résumé que nous avons intérêt à reproduire, car il est de nature, par sa forme plus concise et plus condensée, à jeter un peu de lumière sur les théories qu'il avait précédemment émises. « Dans un travail précédent, dit-il, j'ai décrit l'apparition de cellules géantes dans l'aire de formation du placenta du cochon d'Inde et je me suis efforcé de déterminer les circonstances qui amènent cette production. Ces éléments dérivent des cellules normales des couches profondes (musculaires) de la paroi utérine, par multiplication intra-cellulaire du noyau. La forme si spéciale d'hyperplasie utérine périodique qui aboutit à la formation des cellules géantes, se produit dans la couche musculaire circulaire serrée, dense et peu vasculaire. Le tissu sous-épithélial (cellules de la caduque hypertrophiée) qui prend la plus grande.part au bourgeonnement placentaire, est d'une texture moins serrée, plus abondamment vascularisée, et il n'est point le siège de la formation de cellules géantes. Ses cellules, après être restées un certain temps à l'état d'éléments périvasculaires, se transforment en cellules vaso-formatives, et telle est aussi la destinée des cellules géantes de la région plus profonde. Dans les deux régions, l'hyperplasie du tissu est suivie de la production de nouveaux vaisseaux. Il semble que les vaisseaux antérieurement existants sont devenus insuffisants pour la nutrition du tissu fortement hyperplasié, c'est pourquoi on observe cette production abondante de nouveaux et larges vaisseaux dans toute la région qui est soumise à l'hypertrophie. Les cellules qui donnent naissance à ces nouveaux vaisseaux sont les éléments mêmes du tissu hypertrophié, et ce qui caractérise la formation placentaire, c'est qu'elle consiste purement et simplement dans la production de vaisseaux à épaisses parois protoplasmiques, et d'une substance spongieuse ou caverneuse qui représente le territoire capillaire de ces vaisseaux. Les cellules hyperplasiées deviennent des cellules vaso-formatives; et celles d'entre elles qui ne participent pas à ce processus vaso-formatif subissent une dégénéres-

1. C. Creighton, *On the physiological type of the Giant-Cells of tubercles and granulations.* (*Journ. of. Anat. and Physiol.*, vol. XIII, 1879, p. 183.)

cence qui les liquéfie en une sorte de mucus ou les transforme en un détritus granuleux caséiforme. La dégénérescence de ces éléments, dans les intervalles placés entre les cordons vasculaires de nouvelle formation, s'observe aussi bien dans les couches superficielles que dans les profondes; mais cette dégénérescence est bien plus considérable dans les couches profondes qui sont occupées par les cellules géantes, éléments multinucléées dans lesquels on trouve tous les stades de la nécrose et de la désintégration. Ces cellules géantes du placenta ressemblent, par leur forme et leurs autres caractères généraux, aux cellules géantes du tubercule et autres produits pathologiques [1]..... »

Ercolani (1880). — Nous arrivons maintenant au dernier mémoire d'Ercolani, publié en 1880 [2]. Quoique ce travail soit postérieur à celui de Creighton, on verra facilement qu'il est de beaucoup inférieur à celui-ci.

Dans un chapitre intitulé *Du processus néoformatif de la caduque chez les rongeurs* (*op. cit.*, p. 47), Ercolani consacre au cochon d'Inde les lignes suivantes : « C'est par un processus de destruction de tous les éléments anatomiques de la muqueuse utérine non gravide que commence la formation d'une caduque vraie et complète, comme celle de l'espèce humaine, caduque qui cependant ne s'étend pas à toute la surface interne de la corne utérine, mais se limite aux segments dans lesquels se fixe un œuf fécondé. J'en ai fait antérieurement les premières observations chez le rat, et je les ai répétées plus récemment chez le Cobaye. Je n'insisterai ici que sur ces dernières observations, que j'ai pu rendre plus complètes, et j'y insisterai d'autant plus volontiers que les études de

1. Qu'il nous soit permis, au moment d'en finir avec Creighton, de faire remarquer que cet auteur n'a pas toujours été bien heureux dans ses interprétations relativement aux origines et dérivations cellulaires. Nous en donnerons comme preuve les singulières conclusions auxquelles il arrive relativement à l'origine de la mamelle. (Charles Creighton, *On the Development of the Mamma and of the Mammary Function*, avec 1 planche. — *The Journ. of Anat. and Phys.*, vol. XI, 1877, p. 1.) — C'est une notion classique depuis longtemps que la mamelle se développe aux dépens d'un bourgeon profond de l'épiderme. Creighton au contraire conclut de ses recherches que les acini de la glande se forment chacun séparément dans le tissu embryonnaire sous-épidermique (mésoderme). Les cellules aux dépens desquelles ils se développent sont de même nature que celles qui donnent naissance au tissu adipeux, et le développement des acini glandulaires est à peu près le même que celui des lobules du tissu adipeux. Les conduits de la glande se forment dans le même tissu que les acini, par agrégation des cellules mésodermiques embryonnaires qui se disposent en séries suivant des lignes déterminées.

2. Ercolani, *Nuove ricerche sulla Placenta nei pesci cartilaginosi e nei mammiferi.* Bologna, 1880.

Creighton sur cette même formation chez ce même animal concordent complètement avec les miennes. La muqueuse utérine du Cobaye, à l'époque du rut, se gonfle et s'épaissit, et, s'il y a conception, cette tuméfaction s'exagère dans les régions où doivent

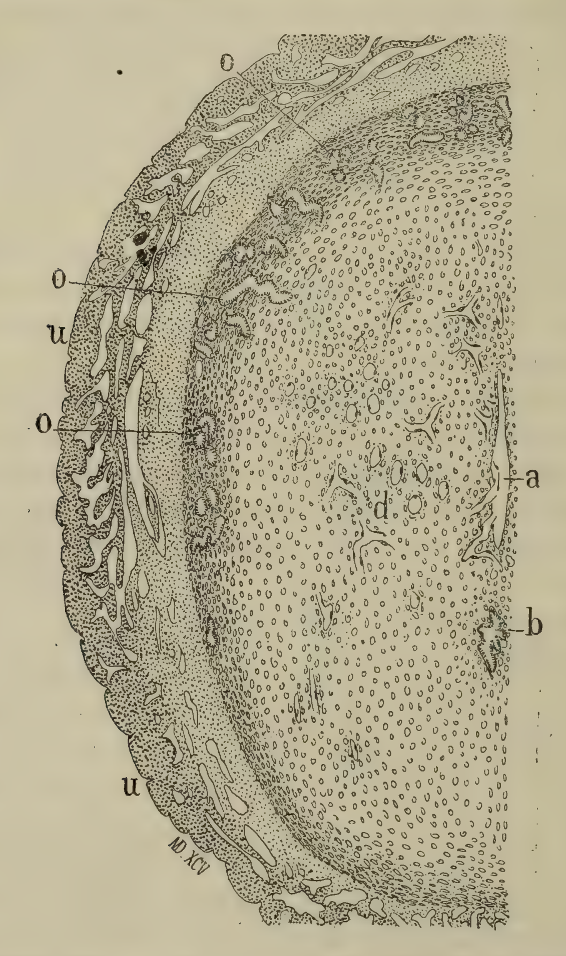


Fig. XCV. Ercolani, 1880, pl. VIII, fig. 3. — Légende d'Ercolani : Tuméfaction déciduale ou formation de la caduque avec destruction de tous les éléments primitifs de la muqueuse utérine; — *u*, musculature utérine; — *o*, restes des glandes utriculaires; — *d*, vaisseaux et masses de cellules périvasculaires qui comblent presque complètement le segment utérin avant que l'œuf y arrive; — *a*, petite cavité où se fixera l'œuf; — *b*, autre cavité, plus petite encore, où se formera la portion maternelle du placenta.

s'arrêter les œufs fécondés (p. 78)... La figure 3, pl. VIII (fig. XCV, ci-contre), représente à un grossissement de 50 fois la moitié d'un segment utérin préparé à recevoir l'œuf fécondé, mais alors que

celui-ci n'y est pas encore arrivé [1]. On voit combien la cavité utérine est rétrécie par la muqueuse tuméfiée; cette cavité est en effet remplie d'un tissu d'une nouvelle formation, constitué d'éléments cellulo-vasculaires (en *d*), au milieu desquels on ne voit plus de glandes utriculaires, si ce n'est en quelques régions particulières (en *o*), ces glandes étant soumises au processus destructif. Dans le centre de cette masse cellulo-vasculaire on voit deux cavités : l'une plus grande (en *a*), de forme elliptique, et sans revêtement épithélial, est destinée à recevoir l'œuf; l'autre petite (en *b*), de forme irrégulière, est destinée à former cette portion du placenta à laquelle, dans un précédent mémoire, j'ai donné le nom de portion cotylédonaire, et jusqu'à laquelle les vaisseaux fœtaux arriveront, mais sans s'y distribuer [2].

« La fig. 4 (fig. XCVI, ci-contre) représente à ce même grossissement de 50 diamètres la partie centrale de la néoformation cellulo-vasculaire qui forme la caduque déciduale vraie. Ici l'œuf est déjà arrivé dans l'utérus, c'est-à-dire dans la cavité indiquée par la lettre *a* dans la figure précédente, et dans cet œuf on reconnaît les feuillets embryonnaires (*e*) déjà formés, les lames amniotiques (*a*) étant déjà soudées entre elles. Au pôle opposé de l'œuf, dans la caduque qui est en contact avec la paroi externe de l'œuf, les éléments vasculaires prédominent sur les éléments cellulaires (en *p*), et adhèrent à la membrane externe de l'œuf. Ce fait, sur lequel j'aurai à revenir en parlant du processus formatif et de l'état achevé du placenta du Cobaye, ce fait ne s'observe que dans cette partie de la néoformation déciduale qui deviendra placenta maternel parcouru par les vaisseaux fœtaux, et on dirait que cette partie représente exactement la caduque sérotine de la femme, si, comme je l'ai indiqué, il ne se formait une autre portion de placenta au niveau de la cavité désignée par la lettre *b* dans la présente figure (figure XCVI) et dans la figure précédente (figure XCV), portion avec

1. Dans une coupe telle que celle figurée ici, l'œuf est déjà arrivé, fixé et encapsulé dans la capsule réfléchie; il y est à l'état d'ovo-cylindre, comme le représente la fig. 206 de notre planche XVIII. Cette figure 206 permettra également de se rendre compte de la véritable signification des deux cavités qu'Ercolani décrit ici, cavités dont il n'a pu voir les connexions sur une unique coupe transversale.

2. Nous n'aurions pas autre chose à faire ici que de reproduire les critiques déjà formulées à propos des figures analogues que donne Ercolani pour le rat. Nous renvoyons donc le lecteur à l'explication des figures LXXIV et LXXV (ci-dessus, dans le texte) et aux observations dont nous avons accompagné l'interprétation d'Ercolani relativement à ces figures.

laquelle les vaisseaux allantoïdiens n'affecteront que des rapports de contiguïté.

« Avec les progrès de la gestation, les éléments cellulo-vasculaires néoformés (en *p*) et ceux qui entourent la cavité *b* subiront seuls les

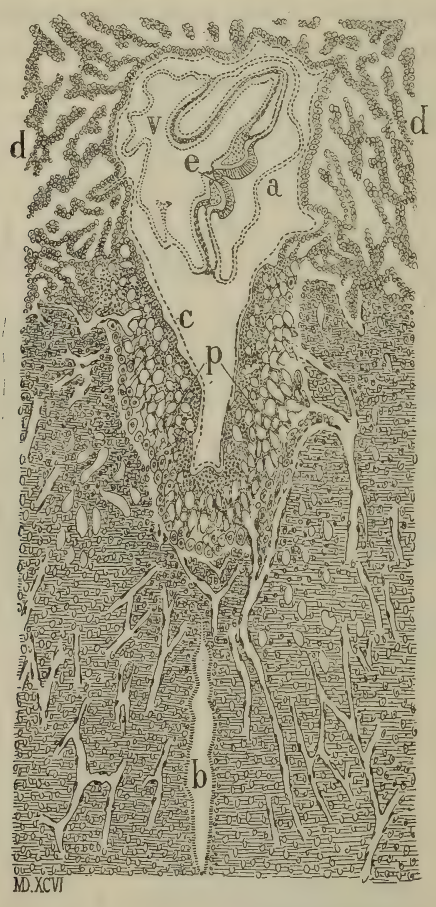


Fig. XCVI. Ercolani, 1880, pl. VIII, fig. 4. — Légende d'Ercolani : Les deux cavités de l'utérus et les éléments qui les entourent, alors que l'œuf y est en voie de développement. (Grossiss. de 50 diam.); — *e*, feuillets embryonnaires; — *a*, amnios déjà fermé; — *v*, vésicule ombilicale; — *c*, la membrane la plus externe de l'œuf correspondant au vrai chorion des autres mammifères, si toutefois ce n'est pas précisément le chorion, comme le prétendent quelques auteurs; — *p*, portion de caduque très vascularisée, qui adhère intimement à la membrane externe de l'œuf et qui se transformera en portion fœtale du placenta; — *b*, cavité encore persistante dans laquelle se développera ultérieurement la portion maternelle du placenta (portion cotylédonaire au contact de laquelle les vaisseaux fœtaux arrivent sans la pénétrer); — *d*, désagrégation des éléments vasculo-cellulaires de la caduque dans la région où celle-ci se transformera en caduque déciduale vraie.

phases progressives de développement pour constituer le placenta, et tous les autres éléments anatomiques qui entourent l'œuf seront

d'abord frappés d'un arrêt de développement, puis subiront un processus régressif et se détacheront finalement de l'utérus pour former une sorte de grosse membrane qui correspond entièrement à la caduque deciduale vraie de la femme (en *d*, fig. XCVI). »

On voit qu'Ercolani mêle à la description de la caduque celle du placenta, et c'est, nous l'avons dit, ce qui nous a empêché de le faire figurer dans la partie de notre historique consacrée spécialement à la caduque réfléchie. Il est du reste facile de reconnaître que sa figure 4 (fig. XCVI) est d'une coupe d'une pièce altérée, déformée, où l'œuf est ratatiné et plissé dans tous les sens. C'est un stade de développement intermédiaire à ceux représentés dans les deux figures 219 et 223 de nos planches XVII et XIX. De même ce qu'il dit de la formation du placenta serait entièrement incompréhensible sans sa figure, et devient facile à interpréter en comparant son dessin avec les deux figures 219 et 223 de nos planches.

Mais, vers la fin de cette étude sur le processus néoformatif de la caduque, Ercolani fait une remarque qui est pour nous de la plus haute importance; elle est relative à ce que nous avons signalé, dans le tout dernier paragraphe de notre étude sur le cochon d'Inde, et dont nous avons remis l'étude complète à une autre série de recherches, à savoir une desquamation complète de l'utérus après la parturition, c'est-à-dire quelque chose qui ferait penser à une caduque vraie, analogue à la caduque vraie de la femme : « Dans ces derniers jours, dit-il (p. 80), recherchant comment la muqueuse tuméfiée pendant la gestation dans les régions vides de la corne utérine revenait à son état normal, je demeurai fort étonné, je l'avoue, en constatant que cette muqueuse elle-même se détruit et devient caduque *post partum.* Je n'ai pu avoir les matériaux nécessaires pour suivre minutieusement ce processus destructif et la formation consécutive d'une nouvelle muqueuse utérine. Mais d'après ce que j'ai pu observer, je puis dire que ce processus destructeur commence rapidement après qu'a eu lieu la parturition et d'une manière ni uniforme, ni simultanée sur tous les nombreux plis de la muqueuse, puisque sur les préparations on voit de ces plis qui sont en partie détachés et en partie unis encore, par les couches profondes de leur tissu conjonctif, avec les strates musculaires internes; et ce qu'il y a de remarquable, c'est que les parties qui restent dénudées par le détachement partiel des plis de la muqueuse, se montrent déjà recouvertes d'une nouvelle couche épithéliale

appliquée sur le tissu conjonctif que la muqueuse primitive a abandonné. Il me semble que cette néoformation d'éléments épithéliaux mérite l'attention des histologistes. Mais, quoi qu'il en soit, il en résulte que le cobaye présenterait une caduque semblable à celle de la femme non seulement dans les segments utérins où se développe un œuf, mais qu'il présenterait encore une caduque *post partum*, se détachant des segments utérins demeurés vides pendant la gestation, en un mot toute la muqueuse utérine serait ici caduque, partie pendant la parturition dans les régions profondément modifiées par la gestation, partie après la parturition dans les régions où la muqueuse se détache. »

Passons au chapitre (p. 180 et suivantes) où Ercolani s'occupe plus spécialement du disque placentaire et du prétendu cotylédon surajouté. Après avoir rappelé les descriptions données dans ses précédents mémoires, et que, dit-il, Creighton a confirmées, il annonce qu'il va donner une démonstration du processus évolutif des parties en question, démonstration qu'il recule sans cesse, et que finalement il ne fournit pas, ainsi qu'on va le voir, autrement que par quelques hypothèses incessamment répétées sur la néoformation de la caduque et l'origine de ses cellules déciduales.

« Pour arriver maintenant, dit-il (p. 181 et suivantes), à donner une idée exacte non tant de la structure de ces deux portions du placenta, que de leur processus évolutif, il me semble indispensable de donner ici (planche VIII, fig. 1; fig. XCVII, ci-contre) une figure reproduisant sans détails l'ensemble de ce que j'ai fait minutieusement représenter dans mon précédent mémoire. En *a* est la paroi musculaire utérine revêtue à sa surface interne d'une simple couche épithéliale qui s'est reformée après la séparation de la caduque déciduale ou caduque vraie; cette caduque vraie, figurée en *d*, se continue avec la portion de caduque qui entoure le pédoncule du placenta et qui peut être considérée comme représentant la caduque réfléchie (en *r*), laquelle, chez le Cobaye, revêt la portion fœtale du placenta (en *r'*) [1]. Le chorion, adhérent à toute la surface fœtale du placenta, est figuré en *c*. Dans le placenta, on voit en *f* la portion fœtale, et en *m* la portion maternelle, et enfin en *o* un faisceau de

1. Nous avons déjà fait remarquer, à propos des précédents mémoires d'Ercolani, que cette prétendue caduque revêtant le placenta était l'entoderme vitellin. Comment Ercolani n'a-t-il pas remarqué que Schäfer et Creighton avaient fort bien reconnu cette couche d'*hypoblaste* à la face supérieure du placenta?

vaisseaux provenant du cordon ombilical et passant par le milieu de la portion fœtale pour arriver jusqu'à la portion maternelle sans la pénétrer. Maintenant, pour établir les rapports entre les dispositions de ce placenta achevé et celles qu'on observe dans les premiers stades de son développement, telles que les représentent très exactement les figures 3 et 4 (figures XCV et XCVI, ci-dessus) il me suffira d'indiquer que c'est cette portion de caduque adhérente avec parois inférieures de l'œuf (en *p*, fig. 4; fig. XCVI) qui se transforme en portion fœtale du placenta (*f*, fig. XCVII) : au contraire la cavité *h* de ces mêmes figures (XCV et XCVI) et les cellules déciduales qui l'entourent se transforment en portion maternelle du placenta (*m*,



Fig. XCVII. Ercolani, 1880, pl. VIII, fig. 1. — Légende d'Ercolani : Vue d'ensemble et sans détails d'une coupe verticale de l'utérus et du placenta, à complet développement, du Cavia Cobaja ; — *a*, musculature utérine revêtue d'une simple couche épithéliale dans les parties autres que celle où se forme le placenta ; — *c*, chorion avec de courtes villosités entourant le placenta ; — *d*, caduque vraie ; — *r*, caduque réfléchie revêtant le pédoncule du placenta ; — *r'*, caduque réfléchie revêtant le corps même du placenta et se continuant avec le chorion ; — *f*, portion fœtale du placenta, dans laquelle les vaisseaux fœtaux viennent au contact direct des éléments périvasculaires des vaisseaux maternels ; — *m*, portion maternelle du placenta formant une sorte de calice à fond ondulé ; c'est la portion cotylédonaire, dans laquelle ne se distribuent pas les vaisseaux fœtaux ; — *o*, faisceau de vaisseaux fœtaux qui arrivent simplement au contact de la portion précédente.

fig. XCVII); enfin les éléments cellulo-vasculaires indiqués en *d* (sur la fig. XCVI) sont ceux qui, frappés d'un processus régressif, se transforment en caduque vraie et caduque réfléchie, selon la région qu'ils occupent primitivement. Mais avant d'analyser un peu plus minutieusement ces transformations, je dois dire quelques mots de la disposition anatomique de ces deux portions du placenta, lorsque celui-ci est arrivé au terme de son développement. Quant à sa forme extérieure, elle est pédonculée. D'autre part il est, excepté à sa surface fœtale adhérente au chorion, il est revêtu d'une couche de

caduque réfléchie (en *r*, *r'*, figure XCVII), qui présente des caractères différents sur le pédoncule et sur le corps même du placenta. Autour du pédoncule cette caduque apparaît comme une large bande frangée revêtue d'une couche épithéliale, et ressemble à une plicature de muqueuse utérine hypertrophiée, mais dans laquelle tous les éléments primitifs ont disparu, de sorte qu'elle est actuellement formée d'éléments cellulaires jeunes, identiques à ceux qui constituent la portion centrale du pédoncule, éléments bien différents des corpuscules ordinaires du tissu conjonctif; les glandes utriculaires y sont totalement absentes et les vaisseaux qu'on y observe ont tous la structure de capillaires dilatés. La néoformation de cette caduque réfléchie est plus évidente encore dans la région qui confine à la musculature utérine, car ici les nombreux vaisseaux qui la parcourent sont entourés d'une épaisse couche de cellules périvasculaires qui rendent évident le fait d'une néoformation et non d'une simple transformation des éléments préexistants. La caduque réfléchie qui revêt le corps même du placenta, caduque que je n'ai observée si clairement que chez le cobaye et le *dasyprocta aguti*, est en continuité avec les éléments cellulaires que je viens de décrire autour du pédoncule, et, d'autre part, au niveau du bord de la face fœtale du placenta, ses éléments se fondent avec ceux du chorion qui revêt cette face et lui adhère. Toute la surface de cette caduque réfléchie est revêtue d'une couche épithéliale d'épaisseur irrégulière, et présentant de place en place des accumulations épithéliales qui figurent de courtes villosités [1]. La partie centrale du pédoncule, en continuité avec la portion maternelle du placenta (en *m*, fig. XCVII), est formée d'un tissu cellulo-vasculaire mou et délicat, dans lequel les éléments cellulaires affectent les formes les plus variées, depuis celle de petits noyaux arrondis entourés de protoplasma gélatineux, jusqu'à celle de cellules géantes à nombreux noyaux, toutes ces formes étant irrégulièrement mélangées. Au milieu de ces éléments cellulaires est un réseau de capillaires irrégulièrement dilatés, qui représentent une forme rudimentaire des dilatations vasculaires formant les lacunes du placenta des singes et de l'espèce humaine. La portion mater-

1. Nous avons vu en effet que l'*entoderme ectoplacentaire* (car c'est bien de lui qu'il est ici question sous le nom de caduque revêtant le placenta et se continuant avec le chorion) présente de courtes villosités formées uniquement de cellules épithéliales, puisqu'ici il n'y a pas trace d'éléments mésodermiques. (Voir, par exemple, la fig. 271 de la planche XXII.)

nelle ou centrale du placenta a la forme d'une coupe du fond de laquelle s'élèvent de nombreuses saillies frangées et festonnées, à surface revêtue d'une couche compacte de petites cellules à contours nets et distincts. »

Après cela le lecteur croit enfin arriver à cette étude, si longtemps promise et si souvent différée, de l'évolution, des origines du placenta. Il est encore et définitivement déçu dans cette espérance, car Ercolani se borne à répéter à peu près ce qu'il a déjà dit, en y ajoutant quelques critiques peu heureuses à l'adresse de Bischoff, et quelques emprunts à Creighton. Nous allons en effet reproduire ces passages d'Ercolani, sans plus de commentaires (p. 184 et suiv.).

« J'ai déjà indiqué précédemment comment, chez le cobaye, l'œuf fécondé, en arrivant dans l'utérus, y trouve déjà formée une épaisse caduque (pl. VIII, fig. 3 ; — fig. XCV, ci-dessus) qui l'entoure, et comment, après quelques jours, le pôle de l'œuf qui regarde la portion mésométrique de l'utérus reste comme encapsulé par les éléments cellulo-vasculaires néoformés qui lui adhèrent (en *p*, fig. 4 ; — fig. XCVI, ci-dessus). En arrachant l'œuf de l'utérus à cette phase de son développement, comme l'ont fait les embryologistes qui ont voulu étudier l'évolution du cobaye, on enlève en même temps ces éléments cellulaires, et c'est ainsi que Bischoff a été amené à considérer ces éléments comme faisant partie de l'œuf lui-même. Reichert d'abord et Hensen ensuite reconnurent que ce revêtement externe et partiel de l'œuf lui est fourni par l'utérus, mais comme ces auteurs pensaient que la néoformation déciduale primitive n'est qu'une simple tuméfaction de la muqueuse utérine, ils furent amenés à considérer ce revêtement comme formé par l'épithélium de la muqueuse utérine et le nommèrent simplement capsule épithéliale, sans soupçonner la part importante que doit avoir ledit revêtement épithélial dans la formation du placenta. Creighton, auquel on doit un important travail sur la formation et la structure du placenta du cobaye, confirma mes observations sur la turgescence de la muqueuse utérine à l'époque du rut, avant la gestation, et la nomma turgescence déciduale (p. 184).

« L'origine périvasculaire des cellules déciduales, soupçonnée par Waldayer, fut confirmée par Creighton, qui veut bien me reconnaître le mérite d'en avoir donné la démonstration, et d'en avoir suivi les transformations avec une minutieuse exactitude ; et

cependant cet auteur se montre porté à croire à une simple transformation des éléments préexistants plutôt qu'à admettre l'idée d'une néoformation. Quant à la structure intime du placenta du cobaye, Creighton confirme toutes mes assertions, seulement il n'approuve pas que j'aie comparé la portion maternelle à un cotylédon de vache, car il trouve plutôt que cette partie ressemble, comme structure, au placenta des carnassiers. De fait, je ne tiens pas à ma comparaison, mais je ne puis non plus accepter cette prétendue ressemblance avec le placenta des carnassiers.....

« Une importante observation que j'avais faite sur le placenta du rat, puis sur celui du lapin et du lièvre, mais qui m'avait échappé chez le cobaye, a été faite ici par Creighton, à savoir qu'en divers points de la portion fœtale les cellules périvasculaires se transforment en se fondant en une sorte d'humeur muqueuse qui est absorbée par les villosités fœtales, de sorte, dit Creighton, qu'on peut conserver l'expression d'organe glandulaire pour le placenta. Ainsi, d'après Creighton, le fœtus de cobaye reçoit de la partie centrale du placenta seulement des éléments de nutrition fournis par le sang maternel, tandis que de la portion périphérique ou fœtale il reçoit encore le produit de liquéfaction des cellules protoplasmiques. En raison de la double composition de ce placenta, je pencherais à soupçonner aussi une double fonction, relative l'une à la nutrition, l'autre à la respiration du fœtus (p. 187).

« Un fait remarquable dans le placenta du cobaye avait été déjà observé par Bischoff et a été confirmé par Creighton. Bischoff pensait que chez ce rongeur la surface externe du blastoderme fonctionnerait comme sac vitellin et recevrait seule les vaisseaux omphalo-mésentériques, de sorte que chez cet animal il n'y aurait pas un véritable chorion, et il n'y aurait pas non plus un sac vitellin comme chez les autres mammifères, et telle serait la raison pour laquelle l'embryon du cobaye présenterait cette disposition exceptionnelle dite inversion des feuillets du blastoderme. Ce n'est pas le moment d'entrer dans la discussion de cette grosse question. Je ferai seulement remarquer que les plus illustres observateurs s'accordent pour affirmer que la portion périphérique ou fœtale du placenta du cobaye ne reçoit que les vaisseaux omphalo-mésentériques, et que les vaisseaux allantoïdiens se rendent seulement à la partie centrale ou maternelle. En vertu de cette double origine des vaisseaux du fœtus, et en raison de la disposition différente

qu'ils affectent avec les éléments cellulaires du placenta, Creighton accueille mon idée d'une double fonction du placenta, chacune des portions du placenta ayant une fonction spéciale [1].

« Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier l'œuf du cobaye dans les phases successives de son premier développement, de sorte que je ne puis rien affirmer relativement à la question de l'inversion des feuillets, disposition admise, depuis Bischoff, par les plus éminents embryologistes; mais en m'en tenant au point qui m'intéresse particulièrement, à savoir la double origine des vaisseaux fœtaux qui se rendent au placenta, je ne puis m'empêcher de signaler aux hommes compétents la préparation que j'ai fait très exactement représenter dans la figure 4 de la planche VIII (fig. XCVI, ci-dessus). Il est facile de se convaincre sur cette figure que, à cette période du développement, l'œuf du cobaye est identique à celui de tous les autres mammifères. D'autre part je me suis assuré que dans les enveloppes du fœtus à terme on ne trouve aucune trace de la vésicule ombilicale. C'est pourquoi, cherchant à coordonner cette observation avec les faits relatifs au mode de vascularisation du placenta, je serais conduit, sinon à croire, du moins à soupçonner, dans l'état actuel de nos connaissances, que la vésicule ombilicale, qui dans la figure 4 (fig. XCVI, ci-dessus), en *v*, n'est pas en rapport avec les parties où se formera le placenta, est destinée à se souder et à se confondre avec le chorion (*c*), et à vasculariser ainsi la portion périphérique ou fœtale du placenta, comme le fait l'allantoïde chez les autres mammifères, et que chez le cobaye l'allantoïde, dont on perd bientôt toute trace, porte bien ses vaisseaux à la partie centrale du placenta, affectant avec les éléments cellulaires de cette partie un simple rapport de contact; ainsi serait confirmé le fait signalé par Bischoff que la superficie externe de l'œuf reçoit les vaisseaux omphalo-mésentériques; mais il ne serait pas exact de dire qu'il n'existe pas un vrai chorion; chez le cobaye ce chorion serait simplement vascularisé par les vaisseaux de la vésicule ombilicale et par ceux de l'allantoïde » (p. 188).

Pacanowski. — Cet anatomiste a publié, en polonais, une étude d'ensemble sur les diverses formes de placenta. Il propose sur la nature du toit de l'excavation (*noyau du placenta* de Bischoff, *coty-*

1. Ceci est une erreur absolue : nous avons vu que le placenta ne reçoit aucune ramification omphalo-mésentérique. Nous verrons plus loin que Tafani, par ses belles injections, est arrivé à des résultats qui réfutent complètement cette erreur d'Ercolani.

lédon d'Ercolani) une manière de voir nouvelle; et, en effet, du moment qu'on ne cherche à résoudre la question que par des hypothèses, et non par des faits d'évolution, il faut s'attendre à voir se produire les suppositions les plus variées. Pour lui il s'agirait là de larges glandes utérines pénétrées par des villosités choriales. Voici en effet le résumé de cette partie de son mémoire [1]. « Chez le cochon d'Inde le placenta achevé est formé de deux disques bien distincts. Autour du placenta la muqueuse utérine se creuse en une fosse circulaire. Le placenta utérin renferme dans sa partie centrale les extrémités en cul-de-sac des glandes utérines, dans lesquelles pénètrent des villosités choriales allongées et riches en vaisseaux. Les autres villosités choriales, moins allongées, ne dépassent pas le placenta fœtal, dans lequel elles forment 7 à 10 lobules. Les houppes vasculaires se divisent et se ramifient, et sont entourées de tous côtés par le tissu riche en cellules déciduales provenant de la muqueuse utérine. Les cellules déciduales à gros noyaux sont particulièrement accumulées autour des gros vaisseaux. Sur les limites entre le placenta utérin et le placenta fœtal les cellules géantes ou cellules de la sérotine sont très nombreuses. » (Hoffmann-Schwalbe, p. 514.)

Laulanié. — Dans une série de notes à la Société de biologie, en 1885 et 1886, Laulanié a décrit la masse protoplasmique du placenta et insisté sur les caractères qui doivent la faire considérer comme un véritable *symplaste* ou *plasmode*. En 1888, il a repris la question dans un travail d'ensemble sur les *cellules géantes* [2]. C'est de ce dernier mémoire que nous donnerons des extraits. Pour lui le placenta du cobaye présente (*Cellules géantes*, p. 88) : « deux zones bien distinctes dont la limite est précisément celle de la pénétration des villosités choriales. La caduque se dédouble donc naturellement en deux parties : une supérieure ou superficielle, qui fait saillie sous la forme d'un disque aplati, rougeâtre et ombi-

1. Pacanowski (H.), *Die Entwicklung der Placenta bei einigen Thiergattungen.* Kosmos. Lemberg, 1884. — Nous n'avons pu connaître ce mémoire, écrit en polonais, que par l'analyse qui en est donnée dans le *Jahresberichte von Hofmann und Schwalbe,* 1886, t. XIII, p. 514.

2. Laulanié, *Sur une nouvelle espèce d'élément anatomique, la cellule placentaire de quelques rongeurs.* (*Soc. de Biologie,* 21 février 1885, p. 130.) — *Sur le Processus vaso-formatif qui préside à l'édification de la zone fonctionnelle du placenta maternel dans le cobaye.* (*Soc. de Biologie*, 20 novembre 1886, p. 506.) — *Sur la nature de la néoformation placentaire et sur l'unité du placenta.* (*Journ. d'Hist. Nat. de Bordeaux et du Sud-Ouest,* 1885, n° 4, p. 50.) — *Étude critique et expérimentale sur les cellules géantes normales et pathologiques.* Paris, 1888.

liqué et qui est pénétrée par les villosités fœtales [1]; l'autre, profonde, supporte la première et repose sur la tunique charnue de l'utérus. C'est la caduque inter-utéro-placentaire, que l'on voit se continuer par la caduque réfléchie jusqu'à l'insertion coronaire du chorion [2]. Je propose de désigner la première sous le nom de *zone fonctionnelle* du placenta, parce que c'est dans son épaisseur que s'opèrent les échanges osmatiques entre la mère et le fœtus, et la seconde sous le nom de *zone basilaire*. La zone fonctionnelle est formée par une seule cellule angioplastique que j'ai proposé de désigner sous le nom de symplaste placentaire. La zone basilaire est formée par la réunion de ces éléments connus sous le nom de cellules de la caduque. Ce sont tout simplement des cellules conjonctives. La plupart forment dans la caduque la masse de l'appareil de soutien, mais beaucoup reçoivent des différenciations variées, aboutissant précisément aux différentes formes de géantisme que nous avons à faire connaître. — La plus importante de ces différenciations est celle qui amène la formation des cellules géantes vaso-formatives. Parmi ces cellules vaso-formatives, il en est qui s'oblitèrent et avortent à un certain moment du développement du placenta et donnent par là même les équivalents immédiats des angioblastes néoplastiques [3]. »

1. On voit dès ce début que Laulanié n'a pas observé la première apparition du placenta, et n'a pas constaté que la caduque, c'est-à-dire les éléments du tissu utérin, ne prend aucune part à la formation du disque placentaire, lequel est un tissu fœtal (l'ectoplacenta) où pénètre, comme éléments maternels, uniquement le sang de la mère.
2. Laulanié ne donnant pas de figure d'ensemble du placenta, il est difficile de bien saisir le sens de ces derniers mots : sans doute a-t-il pris, comme les auteurs précédemment cités, l'entoderme ectoplacentaire pour un revêtement que la caduque donnerait au disque placentaire. (Voir notamment la description d'Ercolani et les critiques que nous en avons faites.)
3. Il est impossible de n'être pas frappé de la similitude des idées exprimées dans ces lignes avec celles que nous avons reproduites d'après Creighton : « Les cellules hyperplasiées deviennent des cellules vaso-formatives, et celles d'entre elles qui ne participent pas à ce processus vaso-formatif subissent une dégénérescence... » (Voir, ci-dessus, l'analyse du mémoire publié en 1879, par Creighton, sur les *Cellules géantes*.) A part la singulière hypothèse d'après laquelle Creighton a fait intervenir les éléments musculaires dans le processus de néoformation, les interprétations des deux auteurs sont entièrement semblables, comme on va le voir par la suite; ils ont le même point de départ, aboutissent au même résultat, et tous deux sont amenés par l'étude du placenta du cobaye à entreprendre un travail d'ensemble sur les cellules géantes normales et pathologiques. Evidemment Laulanié ignorait les travaux de Creighton, puisqu'il ne les cite pas. Voilà donc deux auteurs qui, travaillant indépendamment l'un de l'autre, arrivent aux mêmes conclusions sur l'origine et la nature du placenta du cobaye, pour nous en tenir à la question qui nous intéresse ici. Combien, *à priori*, ce *consensus* serait de nature à faire penser qu'ils ont raison, que leur théorie répond à la réalité! Et cependant ils se sont trompés tous deux, comme se serait trompé tout autre observateur qui se serait contenté d'examiner quelques stades

Après ces indications générales, nous poursuivrons l'analyse du mémoire de Laulanié surtout au point de vue du plasmode placentaire, puisque déjà ailleurs nous avons parlé de ses opinions sur d'autres éléments accessoires. (Voir l'historique du placenta du lapin.)

« On voit, dit Laulanié (*Cellules géantes*, p. 93), quelques cellules vaso-formatives converger vers le symplaste réticulé [1] et s'y terminer par une continuité évidente. Le symplaste paraît n'être ici qu'un épanouissement, une efflorescence très riche des réseaux vaso-formatifs émergés de la zone basale. Quoi qu'il en soit au fond de cette apparence [2], elle témoigne d'une étroite parenté entre le symplaste et ses racines vaso-formatives. Cette parenté se tire d'autre part d'une parfaite identité d'organisation. Cette organisation atteint toute sa perfection dans le symplaste..... A un faible grossissement, on constate déjà très facilement que le symplaste n'est pas homogène et se découpe en bandes alternatives dont les unes

de ce placenta, sans remonter rigoureusement à l'étude des phases premières de son apparition. C'est qu'en effet, en l'absence de ces phases premières, les interprétations de Creighton et de Laulanié sont les plus logiques en apparence, les plus vraisemblables, celles qui, par comparaison des formes cellulaires diverses existant à un moment donné, établissent le lien le plus probable de filiation de ces formes entre elles.

1. En réalité ce sont les racines plasmodiales (prises pour des cellules vaso-formatives) qui divergent du plasmode, dont elles émanent, pour pénétrer dans la caduque sérotine. — Nous avons dû faire la même observation à propos des interprétations de Schäfer et de Creighton. Aussi, à part quelques détails particuliers, allons-nous analyser et reproduire, presque sans commentaire, les parties qui nous intéressent dans le mémoire de Laulanié, tant les observations que nous aurions à y ajouter seraient identiques à celles déjà faites pour Creighton et Schäfer. Il sera facile au lecteur d'appliquer ici les critiques faites à propos des deux anatomistes anglais. C'est pour la même raison que nous ne reproduisons pas les deux figures de Laulanié (*Cellules géantes*, p. 89 et 95), figures très simples dont l'une représente les mailles du plasmode et l'autre la région de contact (disons de pénétration) du plasmode dans la sérotine.

2. Si Laulanié parle ici seulement de parenté, réservant la question de savoir si le symplaste résulte de la confluence et de la fusion des cellules vaso-formatives différenciées dans la caduque, ou si les éléments dits cellules vaso-formatives émanent du symplaste, c'est-à-dire la question de savoir si la parenté ou dérivation se fait de dedans en dehors ou de dehors en dedans, c'est qu'à cette époque nous avions déjà publié une première note à la *Société de Biologie* (12 mars 1887), *Sur les premières phases du développement du placenta du cobaye,* et nous sommes heureux de constater avec quelle impartialité et quelle bonne grâce Laulanié rapporte dans son mémoire (*Cellules géantes*, p. 105) l'opinion que nous avions opposée à la sienne (formulée à la *Société de Biologie* le 20 nov. 1886). Il ajoute : « Je n'ai pas eu d'ailleurs l'occasion jusqu'ici de vérifier les résultats annoncés par Mathias Duval, et je n'en éprouve qu'un médiocre chagrin, parce que s'ils infirment les miens sur un point, ils laissent entières et ils sanctionnent les autres conclusions qu'il m'importe ici de mettre en relief, à savoir que la formation placentaire du cobaye est un symplaste et partant une unité, une individualité anatomique, une forme remarquable de géantisme colossal. »

répondent aux régions pénétrées par les villosités choriales, tandis que les autres restent encore préservées et offrent dans toute leur pureté les caractères du symplaste [1]. A un fort grossissement on trouve les apparences d'une immense formation réticulaire, parfaitement continue et homogène, et parsemée d'un nombre considérable de très gros noyaux sphériques dont quelques-uns présentent des traces de division..... Cette masse protoplasmique (p. 96), continue dans toute l'étendue du placenta fœtal, est creusée de lacunes sanguines *dépourvues d'épithélium* et dans lesquelles les hématies sont, par conséquent, au contact direct du protoplasma. Ces lacunes forment du reste un réseau très riche et d'un dessin fort élégant, qui transforme la cellule placentaire en une masse trabéculaire et spongieuse. Ce réseau sanguin forme un certain nombre de territoires distincts, perpendiculaires à la surface et dont l'axe est occupé par une énorme lacune sanguine. Celle-ci procède du pédoncule du placenta et tient sous ses dépendances la circulation du petit territoire dont elle forme l'axe. Il y a là les indices d'une sorte de lobulation du placenta qui s'affirme encore par ce fait que chaque lobule est pénétré progressivement de sa périphérie au centre par les villosités choriales qu'on voit arrêtées, au vingtième jour de la gestation, à une distance notable de la partie centrale du lobule [2]. »

« Quoi qu'il en soit (p. 97), pénétrées ou non par les villosités choriales, nos travées protoplasmiques sont en parfaite continuité les unes avec les autres et forment un tout homogène auquel il est impossible de refuser l'unité et l'individualité qui s'attache à tout être continu pouvant vivre d'une vie indépendante. Comme cette continuité est ici la chose nouvelle [3] et discutable, il importe d'y

1. Ceci est une très exacte description de ce que nous avons appelé la pénétration du plasmode primitif, par le plasmode remanié; et on pourra suivre cette description sur la figure 242 de notre planche XX, d'autant que cette figure 242 est d'un placenta au 21e jour, et que précisément Laulanié décrit le symplaste d'un placenta mesurant 8 millimètres de diamètre, ce qui représente précisément les dimensions du placenta au 21e jour. Notons en passant que Laulanié (*Cellules géantes*, p. 102) considère comme très jeunes les placentas de 8 à 9 millimètres de base sur 4 à 5 millimètres de hauteur, alors qu'un pareil placenta (21e jour) a dépassé la période de formation et se trouve en pleine période de remaniement.

2. Remarquons combien est exacte, à part l'expression malheureuse de villosité choriale, cette description de la lobulation du placenta, et des grandes lacunes sanguimaternelles des cloisons perilobulaires, car ce sont ces cloisons que l'auteur a principalement en vue.

3. On voit que Laulanié ignorait les descriptions antérieures de Creighton. Il est vrai que celui-ci n'a pas insisté sur les expressions de symplaste ou de plasmode,

insister : et d'abord les objectifs les plus pénétrants et les plus définissants ne parviennent pas à résoudre le stroma protoplasmique que nous étudions en cellules distinctes. Cette impuissance des objectifs pourrait, il est vrai, ne pas être considérée comme un élément décisif de la démonstration. Aussi m'attacherai-je surtout à mettre en relief la distribution si irrégulière et, on pourrait dire, si désordonnée des noyaux. En certains points ils forment, en effet, des groupes très compacts où on les voit jetés les uns sur les autres. Ailleurs ils deviennent plus rares pour disparaître complètement, et il est assez fréquent de voir des travées entières dépourvues de noyaux. Toutes ces observations sont assez significatives pour ne laisser aucun doute dans l'esprit des observateurs et leur imposer au contraire la conviction que le protoplasma se mouvait silencieusement pendant la vie, imprimant aux noyaux des oscillations qui dépassaient considérablement les limites d'un territoire cellulaire [1]. »

Nous ne pousserons pas plus loin ces citations, le reste du mémoire ayant pour objet, dans l'idée d'une étude générale des cellules géantes, de chercher quelle valeur on peut attribuer à une masse protoplasmique vivante, multinucléaire, continue et irréductible. Notons seulement encore les deux passages suivants, qui résument bien, au point de vue qui nous intéresse, l'opinion de l'auteur sur notre plasmode ectoplacentaire (p. 98) : « C'est une éponge protoplasmique dont les cavités sont remplies de sang..... Or, comme la présence naturelle des globules sanguins en plein protoplasma n'a été signalée jusqu'ici que dans les cellules vasoformatives, c'est probablement à côté des cellules angioplastiques qu'on pourra placer la cellule placentaire. »

Tafani. — Les recherches de Tafani sur les diverses formes de placenta doivent leur valeur principale aux merveilleuses injections faites par cet auteur et dont il donne de très belles figures. Aussi Tafani commence-t-il l'étude du cochon d'Inde en réfutant l'erreur d'Ercolani quant à une distribution vasculaire différente dans la

mais cette idée est au fond de toutes ses descriptions, et à la page 180 de son mémoire de 1879, il dit très explicitement que « les couches profondes sont de grosses masses multinucléées et que les parois vasculaires sont comme découpées aux dépens d'une matrice commune de protoplasma multinucléée ».

1. Nous reproduisons ce passage parce qu'il donne de très exacts détails descriptifs sur des particularités que nous n'avons peut-être pas mises assez en évidence dans nos descriptions, mais que nous avons figurées à diverses reprises aussi bien pour le plasmode ectoplacentaire du cochon d'Inde que pour celui du type rat-souris.

partie dite cotylédonaire et dans le disque placentaire proprement dit. « Le placenta du cobaye, dit-il (p. 86) [1], est celui qui offre les plus grandes difficultés d'étude, tellement que des anatomistes comme Ercolani et Creighton n'ont fait qu'entrevoir la plupart des faits qui s'y rapportent. Ainsi Ercolani a pensé à tort que chez le cobaye il existerait dans le placenta deux portions, l'une semblable au placenta des autres rongeurs, et l'autre correspondant à tous égards à un cotylédon de ruminant. Il a dit de plus que le cotylédon, placé entre la sérotine et le disque placentaire, est vascularisé par l'allantoïde, tandis que l'autre partie reçoit exclusivement les vaisseaux omphalo-mésentériques. Mes recherches m'ont amené à des résultats complètement opposés. De très nombreuses injections faites à la gélatine diversement colorée pour les vaisseaux ombilicaux et pour les omphalo-mésentériques, m'ont démontré que, sans qu'il puisse y avoir à ce sujet aucune espèce de doute, le placenta, y compris la portion de forme cotylédonaire, est vascularisé tout entier par les vaisseaux allantoïdiens et que les vaisseaux du sac vitellin se rendent tous au faux chorion. »

Les détails descriptifs dans lesquels il entre ensuite sont assez concis pour que nous les reproduisions ici textuellement. Nous y trouverons une confirmation entière de ce que nous avons dit pour préciser les voies afférentes et efférentes de la circulation maternelle et de la circulation fœtale.

« En incisant un placenta de cobaye on voit qu'il renferme des parties compactes alternant avec des bandes de tissu spongieux d'où le sang sort en abondance. Il semble que ce placenta est formé de divers segments semblables réunis entre eux par un tissu de nature particulière..... Ces diverses parties se replient les unes sur les autres, de manière à constituer un tout très complexe, et dans lequel on ne réussit, à aucun moment, à séparer les parties fœtales d'avec les maternelles. Pour donner, d'une manière approximative, une idée de cette composition, je ne puis faire de meilleure comparaison que celle d'un bonnet dont on replierait le bord dans l'intérieur, après avoir festonné ce bord, d'où résulterait un corps de forme toute nouvelle, plus petit que dans sa forme primitive, et dans lequel on trouverait une superposition inégale de parties sem-

1. Alessandro Tafani, *Sulle condizioni utero-placentari della vita fetale*. Firenze, 1886.

blables..... La fig. 1 de la pl. IV (fig. XCVIII ci-contre) donne une idée de ces dispositions complexes. »

« Parmi les conditions utéro-placentaires de la vie fœtale du cobaye, il faut distinguer les parties suivantes : d'une part le placenta discoïde auquel est ajouté, vers la face maternelle, le petit chapeau (*capelleto*) comparé à un cotylédon de vache ; d'autre part la sérotine, la caduque et le faux chorion. »

« Le placenta et le prétendu cotylédon sont plus vasculaires que

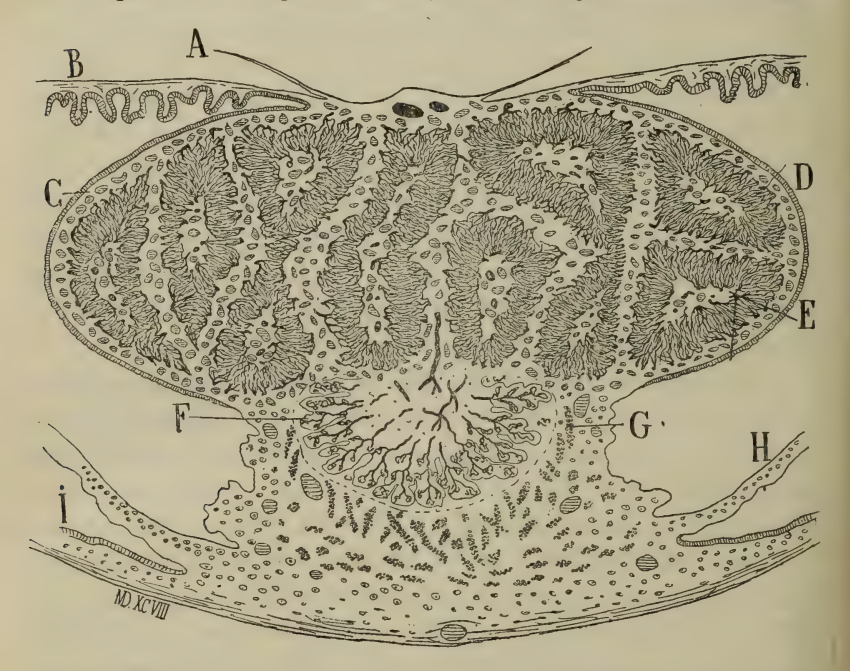


Fig. XCVIII. Tafani, fig. 1, pl. IV. — Légende de Tafani : Placenta du Cavia Cobaya. Coupe complète comprenant la partie discoïde, le cotylédon sous-jacent, la sérotine et l'utérus ; — *a*, amnios ; — *b*, chorion vascularisé par les vaisseaux mésentériques ; — *c*, couche superficielle des veines maternelles et des artères ombilicales ; — *d*, réseau où se mêlent les capillaires fœtaux et maternels ; — *e*, couche renfermant les artères maternelles et les veines ombilicales ; — *f*, vaisseaux allantoïdiens du cotylédon placentaire ; — *g*, tissu de la sérotine ; — *h*, caduque vraie ; — *i*, tissu des parois utérines.

la sérotine et la caduque. Dans le placenta proprement dit, les vaisseaux se distribuent comme dans les divers placentas zonaires, cotylédonés et discoïdes, et on ne constate aucune dilatation vasculaire. Dans les régions qui renferment les afférents maternels se trouvent les efférents fœtaux, et *vice versa*. Le seul fait qui me paraisse digne d'être noté, parce qu'il confirme entièrement l'interprétation que j'ai donnée de la disposition compliquée de l'organe,

c'est que sur toute la superficie du placenta, comme sur la face qui se continue avec la sérotine, on trouve les veines maternelles et les ramifications des artères ombilicales.

« La partie discoïde du placenta correspond en tout et pour tout à la partie vasculaire du placenta zonaire du chien, tandis que, à ce qu'il me semble, le petit chapeau (cotylédon d'Ercolani), qui est surajouté du côté de la sérotine, représente tout simplement ces villosités terminales qui chez la chatte et la chienne sont disposées aux embouchures des glandes utriculaires. La différence consiste seulement en ce que, tandis que chez ces carnassiers ces villosités sont éparses çà et là, chez le cobaye elles se réunissent et se groupent toutes en un même point..... Contrairement à l'opinion d'Ercolani, je me suis absolument assuré que dans ce petit chapeau n'arrivent pas d'autres vaisseaux que ceux de la portion discoïde [1].

« Sous ce petit chapeau cotylédonaire on observe une riche production cellulaire, formant ce qu'on nomme la sérotine. Celle-ci en effet est formée d'un grand nombre de cellules, diverses dans les diverses couches qu'elles constituent, c'est-à-dire se modifiant au fur et à mesure qu'on va du tissu propre de l'utérus vers le placenta. Près de la musculature utérine, ce sont des cellules grandes, claires, dont le noyau volumineux est chargé de substance chromatique autrement disposée que lorsque se prépare le processus de la caryokinèse. De ces cellules en dérivent d'autres contenant de nombreux noyaux et qui méritent le nom de cellules géantes; enfin, au voisinage du placenta, les cellules multinucléées changent d'aspect en subissant le processus de la chromatolyse, c'est-à-dire que les innombrables petits noyaux perdent toute apparence de texture, se réduisant à de fines gouttes de nucléine, qui se colorent d'une manière intense; enfin le tout se réduit en granulations dans le corps de la cellule, qui par suite prend l'aspect déjà décrit à propos du lait utérin des ruminants [2]..... »

Après quelques détails, sans intérêt pour nous, sur le lait utérin (voir à cet égard ce que nous avons dit dans l'historique critique du placenta du type rat-souris), Tafani termine par quelques considérations sur la caduque (il appelle caduque vraie la caduque

1. Nous verrons ultérieurement, en étudiant le placenta des carnassiers, ce qu'il faut penser de cette nouvelle homologie proposée pour cette formation que nous avons appelée toit de l'excavation ectoplacentaire.

2. Ceci est, on le voit, une assez bonne description de la pulpe centrale du pédoncule du placenta.

réfléchie), et sur le prétendu faux chorion (entoderme proximal) qu'il interprète comme pour le rat : « Si nous passons (p. 87) à l'étude de la surface interne de l'utérus, nous trouvons, dans chaque compartiment contenant un fœtus, la caduque vraie, comme chez le rat, laquelle ici aussi se résorbe et disparaît, sans présenter rien de particulier à noter. Cette caduque est constituée comme la sérotine, et se détruit de même pour former le lait utérin. Dérivée de la tuméfaction primitive qui reçoit l'œuf fécondé, elle s'amincit graduellement à mesure que l'œuf s'accroît. Entre la caduque vraie et le faux chorion on ne trouve pas cette mince membrane anhiste que nous avons vue chez le rat; le produit de la destruction de la caduque vraie vient donc directement au contact de l'épithélium qui recouvre le faux chorion. Quant à ce dernier, il est formé par la membrane subzonale unie au sac vitellin dont elle reçoit les vaisseaux omphalo-mésentériques. Il présente des villosités nombreuses et longues au voisinage du placenta, et qui disparaissent graduellement à mesure qu'on s'éloigne de celui-ci..... »

Lombardini. — Dans une série de courtes notes publiées récemment par Lombardini [1] sur les diverses formes de placenta, nous trouvons, sur le cochon d'Inde, quelques brèves indications, parmi lesquelles nous relevons seulement le passage suivant, relatif aux éléments de la pulpe du pédoncule du placenta : « Lorsque, dit l'auteur (p. 13), le placenta est déjà bien formé (16e à 20e jour) et que son disque a acquis une largeur de 15 millimètres, en examinant sa région de contact avec les parois utérines, c'est-à-dire la région du cotylédon qui unit le placenta à l'utérus, on trouve une masse jaunâtre divisée en globes de grandeurs diverses. Au milieu de ces globes sont des noyaux arrondis se colorant fortement par le carmin... Ces globes n'ont pas toujours des contours bien distincts, mais en général ils présentent, à un fort grossissement, les caractères des cellules déciduales. Quelques-uns sont énormes, avec nombreux noyaux (cellules géantes). »

Strahl. — Nous reproduirons, sans commentaire, et uniquement dans l'intention de présenter un historique aussi complet que possible, l'analyse suivante d'une note récente de Strahl [2]. « Le

1. L. Lombardini, *Sulla placenta annotazioni*. Pisa, 1889. (*Giorn. di Anat. Fisiol. e patol. di animali*, t. XXI, n° V, p. 253-271.)

2. Strahl (H.), *Ueber den Bau der Placenta*. (*Sitzungsb. d. Gesellsch. z. Beförderung d. ges. Naturwissenchft. zu Marburg*, n° 3, p. 19-25; 1889.) Nous n'avons pu con-

placenta achevé du cochon d'Inde se montre, sur une coupe verticale, composé de lobules dont les bords se colorent vivement par les couleurs basiques d'aniline. Ces bords sont formés d'un réseau protoplasmique spécial, avec gros noyaux, et ne renferment pas de vaisseaux fœtaux. Ceux-ci se trouvent seulement dans l'intérieur des lobules et sont séparés les uns des autres par de minces couches cellulaires qui ne permettent pas de faire la distinction entre les parties maternelles et fœtales. La formation si singulière que Ercolani a comparée à un cotylédon de ruminant est complètement atrophiée à la fin de la gestation. Tout à fait particulière est la disposition du placenta peu avant l'arrivée de l'allantoïde. Le rudiment placentaire est alors formé uniquement du même réseau protoplasmique, qui constituera ultérieurement les bords des lobules ou les cloisons interposées entre eux; ce réseau est parcouru par des vaisseaux maternels, qui présentent par places des boules pâles à réactions colorantes spéciales. Quant à savoir si ce réseau est d'origine ectodermique, comme l'avancent Selenka et Duval, c'est une question que l'auteur laisse indécise, tout en signalant certains espaces vasculaires dans lesquels il est plus probable de voir leur origine. »

Paladino. — Enfin la plus récente publication, par laquelle nous terminerons cette revue historique, est le mémoire de Giovani Paladino [1]. A la page 63, l'auteur décrit d'abord ce qu'il appelle la *caduque du rut* chez le cochon d'Inde : l'épithélium tombe par places. Comme chez le cochon d'Inde le rut et l'accouplement ont lieu aussitôt après la parturition, nous nous demandons si cette chute épithéliale ne serait pas en rapport avec la parturition, ne correspondrait pas au phénomène entrevu par Ercolani (ci-dessus, p. 80 de son mémoire de 1880), vu également par nous d'une manière incomplète, phénomène que nous avons provisoirement comparé à la production d'une caduque vraie, en attendant que nous ayons poursuivi sur ce sujet de nouvelles recherches. D'autre part Paladino ne décrit qu'incomplètement le développement de la capsule de la caduque (caduque réfléchie); il se contente de dire que : « l'œuf fécondé arrivant dans l'une des sections de muqueuse

sulter le mémoire original, et l'analyse que nous reproduisons ici est celle donnée dans le *Jahresberichte* publié par Hoffmann et Schwalbe, 1890, t. XVIII, p. 513.

1. Giovani Paladino, *Des premiers rapports entre l'embryon et l'utérus chez quelques mammifères.* (*Arch. Ital. de Biologie,* 1890, t. XIII, p. 59. — Voir aussi : *Giornale della associazione die naturalisti e medici di Napoli,* anno primo, p. 1-15.)

hypertrophiée par l'état de rut, la cavité utérine correspondante se réduit à une petite lacune dirigée, par la longueur, en sens opposé à l'axe de l'utérus, c'est-à-dire la direction courant du bord mésométrique au bord libre des cornes utérines » (p. 64).

Passant à l'étude de l'extrémité adhérente de l'œuf, et à la formation du placenta, Paladino arrive à des interprétations extrêmement analogues à celles de Schäfer, Creighton et Laulanié. Il n'a pas observé notre *calotte ectoplacentaire*, car (p. 65) il dit : « Que quand l'œuf s'allonge en forme de cylindre, qui se trouve étendu du bord mésométrique au bord libre de l'utérus, l'extrémité tournée vers le bord libre de l'utérus est formée de deux feuillets, c'est-à-dire l'externe et l'interne (il ne spécifie pas que l'externe est de l'entoderme, l'interne de l'ectoderme représentant uue sphère amniotique), tandis que celle qui est tournée vers le bord mésométrique n'est formée que d'un seul feuillet, c'est-à-dire l'externe (il eût fallu qu'il spécifiât s'il s'agit d'entoderme ou d'ectoderme), et c'est cette extrémité qui plus tard s'insère dans la néoformation de la caduque. »

Puis il parle, comme Schäfer, etc., de cette néoformation de la caduque (p. 65) : « La néoformation de la caduque est le siège d'un travail très complexe, dont l'étude mérite d'attirer l'attention des observateurs, en ce qu'elle finit par donner du sang et de nouveaux vaisseaux; mais les modalités sont diverses et quelques-unes ont un caractère si singulier, qu'elles donneront lieu à de longues discussions entre les observateurs. »

Il décrit une abondante prolifération des éléments de la caduque, avec production de nouveaux vaisseaux. « Mais, dit-il (p. 66), les éléments n'augmentent pas seulement en nombre; quelques-uns croissent aussi énormement en dimensions et tous s'acheminent par un processus de différenciation, au fond duquel, quand et où il s'accomplit, il y a la formation de nouveau sang et de nouveaux vaisseaux, précédée ou non du développement de véritables *sincitii*..... Les éléments géants se fournissent de prolongements et d'un noyau également gigantesque avec un très beau réseau chromatique et avec un nucléole principal et plusieurs accessoires, presque comme des nœuds du réticulum chromatique. Ces éléments se trouvent épars dans la néoformation de la caduque et deviennent polynucléés au point que quelques-uns comptent plusieurs dizaines de noyaux. En même temps ils croissent en dimension telle qu'ils

atteignent les plus grandes proportions. Le mode de multiplication nucléaire n'est pas le mode caryokinétique type... » Suit une description de ce que l'auteur appelle caryokinèse raccourcie.

Revenant aux développements qui s'accomplissent dans le lieu de formation du placenta, Paladino complète les détails précédents par une description qui montre bien qu'il n'a pas observé la calotte ectoplacentaire, ni la part que l'ectoderme prend au développement de l'ectoplacenta, et les termes dont il se sert sont tels qu'on est définitivement porté à penser qu'il a pris pour de l'ectoderme ce qui est la lame entodermique ectoplacentaire (p. 67). « Dans la partie tournée vers le bord mésométrique de l'utérus, la néoformation de la caduque offre le terrain pour l'insertion des villosités de la vésicule blastodermique déjà vascularisée. Pour comprendre ces



Fig. XCIX. Paladino, figure 5. — Légende de Paladino : Rapports initiaux entre la masse de la caduque et la vésicule blastodermique en correspondance de l'extrémité d'insertion du cylindre embryonnaire ; — DD, masse de la caduque avec les éléments connectifs et avec les vaisseaux en dilatation ; — BB, vésicule blastodermique ; — *e*, feuillet externe de celle-ci ; — *m*, lame périphérique du feuillet moyen ; — *v*, vaisseau de cette lame avec sang embryonnaire.

nouveaux rapports, il faut revenir au cylindre embryonnaire et établir que celui-ci a compliqué sa structure. Entre le feuillet externe et le feuillet interne (interne et externe signifient-ils seulement pour l'auteur feuillet qui est en dehors et feuillet qui est en dedans, ou bien sont-ils synonymes, externe d'ectoderme et interne d'entoderme ?) s'est développé le feuillet moyen, et, dans celui-ci, s'est déjà formé le cœlome, l'extra-embryonnaire, plus avancé que l'intra-embryonnaire. Le feuillet externe est composé d'éléments épithéliaires cylindriques ou cubiques, et le feuillet moyen de connectifs et de vaisseaux. L'extrémité embryonnaire venant en contact avec la néoformation de la caduque, il s'établit des rapports si intimes — rapports qui se développeront encore davantage dans la suite — qu'on ne peut plus distinguer nettement la portion fœtale de la portion maternelle (?!). La figure 5 (fig. XCIX, ci-contre) donne une idée

de ces rapports saisis dans le principe : DD, masse de la caduque avec les éléments connectifs et avec les vaisseaux en dilatation [1]; BB, vésicule blastodermique formée par le feuillet externe *e* (ce serait cependant le moment de nous dire si ce feuillet *extérieur* est de l'ectoderme ou de l'entoderme; bien certainement c'est de l'ectoderme aux yeux de l'auteur) et la lame périphérique du feuillet moyen vascularisé *m*; *v*, vaisseau rempli de sang embryonnaire. Or, sur toute la partie où ils sont en contact, ces éléments sont si intimement unis, qu'il n'y a plus de limites entre eux; l'épithélium a perdu sa forme et est devenu polyédrique, rond et de plus petite dimension. Ensuite s'enfonceront dans la masse de la caduque, comme villosités complexes, les rejetons épithéliaux avec un mince axe central de vaisseaux et peu de connectif..... Dans une troisième période se développeront les rapports allantoïdiens dont les vaisseaux, poussant en avant l'épithélium de la vésicule blastodermique (?), s'insinuent très profondément, et ainsi naîtra le placenta ou caduque sérotine, avec, au milieu et profondément, le rapport allantoïdien, et, autour, les villosités qui ont commencé du côté d'insertion du cylindre embryonnaire. » Ainsi l'auteur semble indiquer que le placenta reçoit successivement deux ordres de vaisseaux, et c'est ce qu'il affirme bien nettement, dans sa conclusion n° 5 (p. 69) :

« Des rapports s'établissent entre les vaisseaux de la caduque et ceux de la vésicule blastodermique, chez les mammifères à feuillets invertis, et tout cela avant les rapports allantoïdiens qui sont subséquents. »

Conclusions générales.

L'historique que nous venons de faire montre que la question qui s'est posée de tout temps relativement à la nature du placenta des rongeurs est la suivante : le placenta, c'est-à-dire les éléments anatomiques entre lesquels viennent se disposer des vaisseaux maternels et des vaisseaux fœtaux, représente-t-il une simple modification de la muqueuse utérine, ou bien est-il une néoformation? s'il représente une néoformation, celle-ci est-elle d'origine maternelle ou d'origine fœtale? A cette double question nous pouvons

1. Remarquons que, sur la figure, ces prétendus vaisseaux en dilatation ne présentent pas de paroi vasculaire, pas d'endothélium, mais sont des lacunes dans ce que l'auteur appelle la masse de la caduque; ce sont en effet les lacunes sanguines de la formation plasmodiale. Il est juste d'ajouter que l'auteur (p. 66) considère l'endothélium vasculaire comme prenant part à la néoformation de la masse de la caduque.

répondre de la manière la plus catégorique : *Le placenta est une néoformation d'origine fœtale; c'est une édification ectodermique spéciale.*

Cette conclusion, valable pour les rongeurs, l'est-elle également pour les autres espèces? Ici nous devons nous garder de toute généralisation hâtive. Les innombrables travaux publiés sur le placenta humain énoncent des résultats si divergents, qu'il est difficile de les mettre d'accord sans de nouvelles recherches. Prenant a cherché, en partant de nos études sur le placenta du lapin, à interpréter le placenta humain en faisant une sorte de choix raisonné parmi les opinions contradictoires émises sur ce sujet, et il arrive à cette conclusion que, malgré des dissemblances apparentes, il n'y a pas de différences essentielles entre le placenta du lapin et celui de l'homme [1]. Pour notre part nous avouons ignorer encore si ce rapprochement est parfaitement légitime.

Cependant nous avons entrepris l'étude de divers placentas autres que celui des rongeurs, et le présent mémoire sera suivi à bref intervalle d'un travail sur le placenta des carnassiers, puis sur celui des ruminants, sur celui des pachydermes, etc. Ces recherches sont déjà assez avancées pour que nous puissions annoncer que les divers placentas sont très différents quant à leur constitution intime et à leur genèse, mais que cependant ils pourront être ramenés à un type commun, à une formule générale, dont, pour le moment, nous ne saurions dire autre chose que de déclarer que cette formule n'a aucun rapport avec celle donnée par Ercolani. C'est seulement après la publication de toutes nos études spéciales que nous donnerons des conclusions générales.

Mais la question de la constitution du placenta, à côté de son intérêt théorique, présente aussi son intérêt pratique. Nous voulons dire que, à une époque où s'est posée avec plus d'insistance que jamais la question du passage des particules microscopiques (microbes ou autres corpuscules) de la mère au fœtus, les expérimentateurs sont en droit de demander à l'histologie des renseignements précis sur les conditions anatomiques de ce passage. Et du reste nous avons indiqué, au début de ce travail, qu'il avait eu précisément pour origine les faits annoncés par Curie, relativement au passage des injections du fœtus à la mère ou inversement.

1. A. Prenant, *La morphologie du placenta.* (La Semaine médicale, 1er octobre 1890, n° 43, p. 361.)

Sollicité à diverses reprises de donner notre opinion à cet égard, nous l'avons fait aussi catégoriquement qu'il était possible dans la thèse de Rosa Pavlosvsky [1]. Nous reproduirons donc ici les passages qui ont été rédigés par cet auteur sous notre dictée. Ce sera, pour le moment, les meilleures conclusions générales que nous puissions donner (*op. cit.*, p. 18).

« Pour l'anatomiste, un des points essentiels à examiner dans la question du passage de la mère au fœtus, c'est la nature et la disposition des tissus qui séparent le sang maternel du sang fœtal. A cet égard les dispositions sont absolument différentes dans le placenta de tel animal comparativement au placenta de tel autre. Bien plus, elles sont différentes pour un même animal selon qu'il s'agit de la première ou de la seconde moitié de la gestation.

« Ne voulant parler ici que des placentas que nous avons complètement étudiés, nous n'examinerons ces conditions anatomiques que dans deux groupes : le premier représenté par les pachydermes et les ruminants, le second par les rongeurs.

« Dans le premier groupe, et spécialement chez la jument et la truie, le sang fœtal est contenu dans des capillaires ; le sang maternel est également contenu dans des capillaires. Entre les deux systèmes vasculaires est disposée une double couche épithéliale, à savoir : l'ectoderme fœtal et l'épithélium utérin. Ces dispositions persistent jusqu'à la fin de la gestation. Donc, chez ces animaux, les dispositions anatomiques sont telles qu'il y a toujours entre le sang maternel et le sang fœtal une quadruple barrière, à savoir les deux couches des parois capillaires et deux couches épithéliales.

« Dans le groupe des rongeurs (lapin, souris, rat, cochon d'Inde) les dispositions sont singulièrement différentes. — Dans la première moitié de la gestation, le sang maternel remplit des lacunes creusées dans une vaste formation ectodermique d'origine fœtale. C'est la *formation ectoplacentaire*, sorte d'éponge dans les mailles de laquelle circule le sang maternel (qui n'est pas contenu dans des capillaires), éponge qui est bientôt pénétrée par les capillaires fœtaux, et, lorsque cette pénétration est complète, les dispositions sont telles que le sang fœtal est séparé du sang maternel seulement par deux barrières, la paroi du capillaire fœtal et une couche ectodermique. — Mais à la fin de la gestation, chez les ron-

1. Rosa Pavlovsky, *De la transmission intra-utérine de certaines maladies infectieuses.* Thèse de Paris, 1891.

geurs, les choses se simplifient encore : les éléments ectodermiques s'atrophient, sont résorbés, et n'apparaissent plus qu'à l'état de noyaux flétris disposés par places à la surface extérieure des capillaires fœtaux. Comme ces noyaux ne forment pas une couche continue, il n'y a pas lieu d'en tenir compte comme barrière interposée entre le sang fœtal et le sang maternel. Il n'y a donc alors entre les deux sangs qu'une seule couche de séparation représentée par la simple et mince paroi endothéliale des capillaires fœtaux. Qu'on suppose schématiquement un chevelu de capillaires plongeant librement dans un liquide, et on aura le schéma du placenta des rongeurs à la fin de la gestation.

« Il est impossible de concevoir un minimum de barrière moindre que celui qui existe dans le placenta de la souris à la fin de la gestation. Il est évident que de telles conditions ne rendent pas nécessaire et fatal le passage des particules solides de la mère au fœtus ou inversement, mais qu'elles réalisent les dispositions les plus favorables à concevoir pour ce passage.

« J'étudie en ce moment le placenta des carnassiers. Cette étude n'est pas assez avancée pour que j'en puisse donner les résultats d'une manière aussi précise que je l'ai pu faire pour le placenta des rongeurs[1]. Nous pouvons dire seulement que chez la chienne et la chatte la disposition et le nombre des barrières interposées entre les deux sangs est intermédiaire entre la disposition que l'on rencontre chez les pachydermes et les rongeurs.

« Quant à l'espèce humaine je n'ai encore fait aucune recherche personnelle sur ce sujet.

« Que si l'on s'étonne de voir signaler de telles différences entre les placentas d'un groupe à un autre, et de me voir hésiter d'un placenta que je connais à fond à un autre placenta que je n'ai pas encore étudié, je m'empresserai de déclarer que la seule conclusion générale à laquelle je sois arrivé, c'est que les placentas des divers groupes, quoique servant tous à l'hématose, n'ont peut-être que des analogies histologiques très éloignées les uns avec les autres. C'est ainsi que pour les organes d'hématose chez les adultes il n'y a que des analogies bien éloignées entre les poumons des mammifères, les branchies des poissons, et les trachées des insectes. »

1. Ceci était écrit en 1891. Depuis cette époque nous avons terminé nos études sur le chien et le chat; nous avons complètement suivi l'évolution de leur placenta, et nous publierons sous peu ces résultats.

APPENDICE

Les recherches consignées dans le présent mémoire ont été commencées en 1885; le début de leur publication, dans le *Journal de l'Anatomie*, date de juillet 1889. A mesure que nous passions du placenta du lapin à celui du rat et de la souris, puis à celui du cochon d'Inde, divers travaux ont paru en France et à l'étranger, sur les questions qui étaient l'objet de nos premières publications; ces travaux n'ont pu être tous analysés dans les pages qui précèdent, car il n'était pas logique, en traitant du placenta du cochon d'Inde par exemple, de revenir sur le placenta du lapin, à propos d'un récent mémoire sur ce dernier sujet. Le présent Appendice est destiné à combler ces lacunes, en mettant le lecteur au courant des recherches les plus récentes sur le sujet que nous venons de traiter. Nous ne suivrons pas ici l'ordre chronologique, mais plutôt l'ordre des matières qui ont été l'objet des parties successives du présent travail.

Nous commencerons donc par le *placenta du lapin*.

C'est avec un sentiment de satisfaction bien légitime que nous rendrons compte des travaux d'un anatomiste italien, Clivio, qui, ayant entrepris sur le lapin des recherches de contrôle, est arrivé à confirmer point par point tous nos résultats. Ce mémoire [1] date de 1890; il est accompagné de belles planches, très démonstratives, et telles qu'on pourrait suivre sur elles nos descriptions, de même qu'on pourrait suivre sur nos propres planches les descriptions de Clivio, tant les concordances sont complètes. L'auteur en question, après un très complet, mais succinct historique du placenta, pose nettement la question en ces termes (p. 7) : « Nous nous trouvons actuellement en face de cette question complexe : le placenta est-il formé d'une simple modification de la muqueuse utérine, ou résulte-t-il d'une néoformation soit maternelle, soit fœtale? » Il donne alors l'exposé de ses recherches. Il a fixé les pièces par le liquide de Flemming, et fait les coupes après inclusion dans la celloïdine ou collodion.

Il étudie l'utérus de la lapine à partir du cinquième jour après la

1. Innocente Clivio, *Contributo alla conoscenza dei primi stadii di sviluppo della placenta in alcuni mammiferi*. (Nel volume presentato al chiarissimo prof. Tibone in occasione del suo 25° anno di ordinariato. Milano, 1890.)

fécondation, jusqu'au quinzième jour environ. Ses descriptions concordent à tous les égards avec les nôtres, et semblablement ses figures. Nous allons noter rapidement les plus importantes questions.

Au cinquième jour il décrit sous le nom de *cellules périvasculaires* la première apparition de nos cellules vésiculeuses vaso-adventices, et signale les transformations qui, dans l'épithélium utérin, marquent les phases primitives de la dégénérescence de cet épithélium (p. 10). Au septième jour cette dégénérescence est plus marquée, les cellules perdant leurs contours individuels pour se fondre en une masse homogène (p. 11). Au huitième jour l'ectoderme fœtal, au niveau des cotylédons maternels, commence à adhérer à cet épithélium dégénéré (p. 14). Du huitième au dixième jour l'adhérence de l'ectoderme est accompagnée d'une disparition de l'épithélium utérin; et, quand cette adhérence a acquis une certaine étendue, « on voit que, tandis que la couche profonde de l'ectoderme a conservé sa disposition primitive en cellules polygonales, les parties superficielles montrent graduellement la disparition des lignes de séparation entre les cellules constituantes; en même temps la ligne limite interne de cet ectoderme n'est plus droite, mais forme des saillies qui pénètrent dans la muqueuse utérine et entourent peu à peu les capillaires utérins superficiels à parois purement endothéliales; dès lors l'ectoderme est différencié en une couche cellulaire et une couche plasmodiale, semée de noyaux, couche plasmodiale qui enveloppe les capillaires maternels, en même temps que ceux-ci perdent leur endothélium et se transforment en lacunes sanguines, creusées dans la couche plasmodiale et pleines de sang de la mère. On a longtemps cru que cette couche plasmodiale semée de noyaux est d'origine maternelle, c'est-à-dire résulte d'une transformation de la muqueuse utérine. Duval le premier, puis V. Beneden et Masius ont constaté qu'elle est d'origine fœtale, qu'elle provient d'une simple différenciation de l'ectoderme. On voit que nous avons pu nous convaincre de la réalité de ce fait important » (p. 16). En même temps l'auteur décrit comment les gaines périvasculaires de cellules vésiculeuses s'épaississent et arrivent au contact, de façon qu'il y a presque disparition du tissu conjonctif interposé entre ces vaisseaux. « Je donnerai à ces éléments périvasculaires le nom de cellules déciduales, parce que par leur aspect et par leur origine elles rappellent les cellules de la caduque

de la femme » (p. 17). « En approchant de la superficie, ces vaisseaux arrivent graduellement à n'avoir plus qu'une paroi endothéliale, et, en les suivant sur des préparations sériées, on les voit perdre leur endothélium en se continuant avec les lacunes sanguines de l'ectoderme fœtal » (p. 19). Suivent quelques détails, conformes à nos descriptions, sur l'atrophie et la dégénérescence de tout l'hémisphère de la vésicule ombilicale qui est opposé à la région où se forme le placenta (p. 22).

A partir du douzième jour, Clivio décrit la subdivision des grandes lacunes sanguimaternelles (p. 23), et il est facile de reconnaître les canalicules sanguimaternels dans les lignes suivantes : « Longues stries de tissu ectodermique de structure semblable à celui des parois des lacunes sanguines. Ces stries sont disposées côte à côte, deux à deux, parallèlement, et réunies entre elles par de minces cloisons de protoplasma, qui divisent les cavités correspondantes en très petits canaux contenant du sang maternel. Entre chacune de ces colonnes, que j'appellerai canaux ectodermiques, et sa voisine, on trouve des éléments mésodermiques qui ont pénétré assez profondément » (p. 24). — Vient ensuite la description de la couche endovasculaire des sinus utérins : « des prolongements de tissu fœtal poussent assez loin au niveau des vaisseaux maternels, car il arrive que non seulement les lacunes sanguines de la zone intermédiaire sont limitées par ce tissu fœtal, mais on voit encore que, dans les vaisseaux profonds, l'endothélium est remplacé par une couche protoplasmique. Par places on peut très facilement suivre la continuité de ces prolongements ectodermiques non seulement dans les lacunes, mais encore dans les vaisseaux de la couche conjonctive intermédiaire » (p. 26).

L'auteur insiste ensuite sur les transformations de la vésicule ombilicale, et ses conclusions à cet égard sont si conformes aux nôtres qu'il reproduit, pour les résumer, une de nos propres figures schématiques (p. 29), insistant sur les dispositions qui montrent que l'œuf de la lapine arrive, à un moment donné, à présenter une disposition tout à fait semblable à celle des rongeurs dits à inversion blastodermique.

Il termine cette étude sur le lapin par les conclusions suivantes (p. 30) : « De l'exposé précédent on voit que, quant à l'origine du placenta, je confirme entièrement les faits exposés par Duval, m'écartant des autres observateurs. Ercolani, qui a fait des recher-

ches si nombreuses et si soignées sur le développement du placenta, manquant cependant des premiers stades de formation, a été ainsi amené à des interprétations erronées. La muqueuse utérine, après la conception, présente des transformations diverses; seul, son épithélium, après avoir proliféré d'abord, cesse de se développer et entre peu à peu en dégénérescence... Tous ces premiers phénomènes ont été observés par l'anatomiste de Bologne; mais voulant, de l'examen de stades ultérieurs, déduire la manière dont se comporte la muqueuse utérine dont il trouvait alors la structure singulièrement modifiée, il fut amené à en admettre la destruction et à supposer une néoformation consécutive. N'ayant pas suivi pas à pas le développement de la portion fœtale du placenta, et ne l'ayant examinée que lorsque existaient déjà des rapports complexes entre elle et la portion maternelle, il ne put se rendre compte de l'origine ectodermique de la formation plasmodiale, et il en fit une formation maternelle, c'est-à-dire déciduale (p. 30)... Comme on l'a vu, les descriptions qui concordent avec les miennes sont celles de Duval et de Masius. Il leur appartient d'avoir vu et décrit la dérivation ectodermique du placenta... A part quelques détails qui n'ont pas d'importance pour la question générale de la structure et de la formation du placenta, je viens appuyer leurs résultats avec mes propres recherches, pour conclure que chez le lapin le placenta est un organe d'origine fœtale dans lequel circule le sang maternel, sang répandu dans ce tissu fœtal sans être contenu par des parois vasculaires proprement dites, conditions favorables aux échanges entre la mère et le fœtus » (p. 33).

Clivio n'a pas porté son attention seulement sur le placenta du lapin. Dans la seconde partie de son mémoire il étudie le *placenta chez le rat*. A vrai dire cette étude est moins complète et moins exacte que celle qui précède. Ainsi, d'après ce qu'il dit page 35, il nous semble qu'il n'a pas bien compris la formation et la morphologie de la caduque réfléchie; d'autre part (p. 38), il décrit comme cellules déciduales, volumineuses et à grand noyau, des éléments qui nous semblent n'être autre chose que les cellules géantes du cône ectoplacentaire; nous disons « nous semblent » parce que ses figures, dont les détails ne sont pas expliqués par des lettres de renvoi, avec légende explicite, sont ici moins démonstratives que celles relatives au lapin et qu'elles ne complètent pas toujours d'une manière suffisante les incertitudes ou obscurités du texte.

Mais pour le reste du placenta, après le processus que nous avons désigné sous le nom de dislocation du cône ectoplacentaire (l'auteur désigne cette formation sous le nom de *ligament suspenseur*), son étude concorde parfaitement avec la nôtre. Il décrit fort bien la formation endovasculaire : « le ligament suspenseur (p. 39) a la forme d'un segment d'arc dont la partie convexe, tournée du côté mésométrique, donne naissance à des cordons cellulaires qui pénètrent dans la muqueuse en voie de dégénérescence; ces cordons s'anastomosent et limitent ainsi des lacunes pleines de sang maternel.... Cette partie fœtale qui pénètre la substance de la caduque est formée d'une masse protoplasmique semée de gros noyaux » (p. 40).

Enfin il résume en ces termes les résultats de ses études sur le placenta du rat (p. 42) : « La description que j'ai donnée du développement du placenta du rat présente dans ses lignes générales une certaine analogie avec celui du lapin. En effet, nous avons constaté également chez le rat que l'ectoderme fœtal arrive à former une couche protoplasmique semée de noyaux, laquelle, pénétrée par le mésoderme et les vaisseaux allantoïdiens, fournit à ces villosités un revêtement protoplasmique nucléé. Le sang maternel arrive d'abord dans la caduque et y circule dans des sinus n'ayant qu'une paroi endothéliale; par la régression des éléments de la caduque aussi bien que de ceux des parois vasculaires, ce sang circule bientôt librement dans des lacunes situées entre les cellules de la caduque, au contact de l'ectoderme fœtal; de là le sang maternel pénètre dans les espaces creusés en pleine cavité plasmodiale de l'ectoderme, pour se répandre entre les villosités; il se trouve ainsi en contact direct avec la couche ectodermique qui revêt ces villosités. Le placenta est donc aussi chez le rat une formation fœtale où circule librement le sang maternel. Ercolani, n'ayant pas observé les premières phases du développement de la caduque, a pu croire à une destruction rapide de la muqueuse utérine chez le rat, dans les régions où s'arrête un œuf, et à une néoformation cellulo-vasculaire qui séquestrerait l'œuf dans la région où il s'est arrêté. Examinant ensuite un stade plus avancé, l'anatomiste de Bologne donne une figure très exacte du placenta, mais il s'égare dans l'interprétation qu'il en fournit. »

Le rat et la souris, par la facilité et l'abondance des maté-

riaux d'étude qu'ils offrent à l'embryologie, paraissent destinés à devenir, de la part des embryologistes, un objet favori de recherches, et c'est ainsi que, au début même de la présente année, ils ont donné lieu à la publication de trois mémoires importants, dont deux sont relatifs à la formation du blastoderme et à l'inversion des feuillets, questions dont nous avons cru devoir faire l'étude comme introduction à l'histoire de l'ectoplacenta de ces rongeurs. Cependant nous ne saurions insister ici sur ces questions qui sont relativement accessoires pour notre sujet, et c'est pourquoi nous serons bref sur les deux premiers mémoires en question, l'un de Cristiani, l'autre de Robinson.

Le mémoire de Cristiani [1], annoncé comme une partie détachée d'une monographie sur l'embryologie du rat, nous a frappé par l'absence presque complète de faits nouveaux. Mais, en parlant ainsi, nous ne voulons nullement dire que l'auteur de ce travail n'ait pas eu un grand mérite à poursuivre ces études. N'oublions pas qu'il s'agit ici d'observations extrêmement difficiles et délicates, de faits paradoxaux en apparence, incomplètement décrits aussi bien par Selenka que par nous-même, et qu'il était de la plus grande importance de les voir vérifiés et complétés par de nouvelles études. Enfin Cristiani a eu le mérite de chercher à établir, entre le rat et le lapin, une homologie des feuillets blastodermiques plus complète qu'elle n'avait été indiquée jusqu'ici. C'est ainsi qu'il croit retrouver, chez le rat comme chez le lapin, la *couche de Rauber* (couche enveloppante d'ectoderme). Nous avons dit précédemment combien nous attachions peu d'importance à la prétendue couche de Rauber chez le lapin, couche ectodermique qui ne serait pas l'ectoderme définitif, l'ectoderme destiné à donner naissance aux formations d'origine ectodermique, mais serait seulement une couche protectrice, à existence éphémère. Quoi qu'il en soit, Cristiani retrouve, sur l'œuf de rat, au premier stade de vésicule blastodermique (*op. cit.*, p. 5), « une couche externe formant la paroi de la blastosphère (couche de Rauber), une couche moyenne correspondant à l'ectoderme du lapin, et enfin une troisième couche qui n'est que l'ectoderme. Jusqu'ici point de différence bien remarquable. Mais tandis que chez le lapin la couche de Rauber recouvrant l'aire germinative disparaît très vite, chez le rat cette couche

1. H. Cristiani (de Genève), *L'inversion des feuillets blastodermiques chez le rat albinos.* (*Archives de Physiologie normale et pathologique.* Janvier 1892, p. 1.)

se met à proliférer avec une vigueur extrême. L'amas de cellules qui en résulte s'enfonce dans l'intérieur de la vésicule en repoussant les parties sous-jacentes, et nous arrivons à un moment donné à une invagination de l'aire germinative dans l'intérieur de la blastosphère. La couche de Rauber prend à la suite de cette prolifération la forme d'un bouchon qui a reçu le nom de *suspenseur.* » Ce n'est que la description de la formation du *cône ectoplacentaire*; qu'on nomme couche de Rauber les parties ectodermiques dont il provient, peu nous importe, l'essentiel est que son origine ectodermique est confirmée, et c'est ce qu'il nous importait de signaler.

Mais Cristiani ne paraît pas, à ces premiers stades de développement, s'être rendu compte de la formation de la caduque réfléchie, puisqu'il dit à diverses reprises que l'ovule va se loger et se développer dans le tube d'une glande utérine : les ovules « pénètrent dans la profondeur d'une glande en doigt de gant, avec les parois de laquelle ils ne tardent pas à contracter des adhérences » (p. 4), et plus loin : « l'œuf du rat ne se fixe pas dans la cavité utérine comme celui du lapin, mais pénètre dans une glande ou enfoncement digitiforme que lui présente la muqueuse » (p. 7). — Du reste il décrit, comme Selenka et comme nous-même, la formation de l'entoderme par des cellules qui « se détachent de leur souche et vont tapisser la paroi opposée ».

Si le mémoire de Cristiani ne fait que confirmer les rares travaux antérieurs sur l'origine et l'inversion des feuillets chez le rat, il n'en est pas de même du travail de Robinson [1]. En ce qui a trait aux phénomènes consécutifs à la segmentation, ce dernier auteur expose des faits entièrement nouveaux et singulièrement originaux. Pour lui la cavité de segmentation ne deviendrait pas la cavité ultérieure de la vésicule blastodermique. La cavité de segmentation disparaîtraît très vite ; la cavité blastodermique ou archenteron apparaîtrait par clivage d'une masse hypoblastique. Nous ne pouvons insister davantage sur ces faits, qui sont trop loin de notre sujet; ils nécessiteront une revision complète de tout ce qui a été publié sur la formation première des feuillets chez les rongeurs à inversion. Nous devons dire que les descriptions de Robinson et ses figures si démonstratives nous ont singulièrement séduit, peut-être parce

1. Arthur Robinson, *Observations upon the Development of the segmentation Cavity, the Archenteron, the Germinal layers and the Amnion in Mammals.* (Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. XXXIII, part. III, new. ser.)

que sa conception de la formation des feuillets chez le rat et la souris concorde parfaitement avec ce que nous avons décrit pour la formation du blastoderme dans l'œuf du poulet.

Le troisième mémoire paru cette année même sur l'embryologie du rat est encore de Robinson [1]; cette fois il ne s'agit plus de l'origine des feuillets et de leur inversion, mais bien du placenta lui-même, ou pour mieux dire d'un détail curieux de la composition du placenta, détail que nous croyons avoir été le premier à signaler. Nous voulons parler de ce que nous avons appelé *sinus entodermique* du placenta, *entoderme ectoplacentaire*, c'est-à-dire de cette singulière pénétration de l'entoderme, sous forme de prolongements en cul-de-sac, jusque dans l'épaisseur du placenta. Robinson a vu ces mêmes dispositions, et il est amené, par une série de considérations morphologiques et physiologiques, à leur assigner un rôle important dans les fonctions du placenta.

Reproduisons d'abord sa description, puis nous résumerons les considérations générales qu'il en tire, considérations qui seront facilement intelligibles pour ceux qui, par la lecture du présent mémoire, seront devenus familiers avec les dispositions des annexes de l'embryon du rat (capsule de la caduque, entoderme distal et entoderme proximal) : « Pendant la période d'atrophie de la caduque réfléchie, dit Robinson (*op. cit.*, p. 34), il se produit dans le développement du sac vitellin une disposition d'une signification très importante au point de vue du rôle nutritif de ce sac. En effet, au onzième jour, aussitôt que l'allantoïde s'est fusionnée avec le mésoblaste somatique sur la face distale du trophoblaste [2], les bords du sac vitellin, désignés par Duval sous le nom de sinus entodermique, se trouvent immédiatement en dedans du bord du trophoblaste, ENS, fig. 8 (fig. C, ci-contre). Au quatorzième jour, vu le rapide accroissement de la partie périphérique du trophoblaste et du feuillet externe de l'hypoblaste en rapport avec lui, le sinus entodermique arrive à être situé près du centre du trophoblaste, ENS, fig. 9 (fig. CI, ci-contre), dans lequel il fait saillie. Ce sinus entodermique est circulaire et forme la limite d'une dépression de la face inférieure du trophoblaste, dépression remplie par le mésoblaste fœtal. Cette dépression est le hile du placenta.

1. Arthur Robinson, *The nutritive importance of the Yolk sac.* (The Journal of Anatomy of Physiology. Avril 1892, vol. XXVI, p. 308.)

2. L'auteur nomme *trophoblaste* le cône ectoplacentaire ou l'ectoplacenta. (Voir les figures C à CIII.)

« C'est à ce moment que, sur la couche interne de l'hypoblaste, se dessinent des villosités qui occupent seulement sa moitié supérieure, et qui sont formées par du mésoblaste splanchnique revêtu d'une couche de cellules hypoblastiques cylindriques.

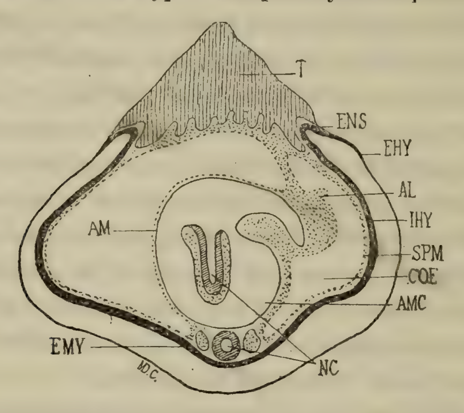


Fig. C. Robinson, figure 8. — Légende de Robinson : Section médiane d'un œuf de souris au 11[e] jour (pour les lettres de renvoi, voir l'explic. de la fig. CIII).

« Sur une coupe du placenta au seizième jour, comme dans la figure 10 (fig. CII, ci-contre), on trouve dans le hile du placenta, le long de la ligne de fusion du mésoblaste avec le trophoblaste, de

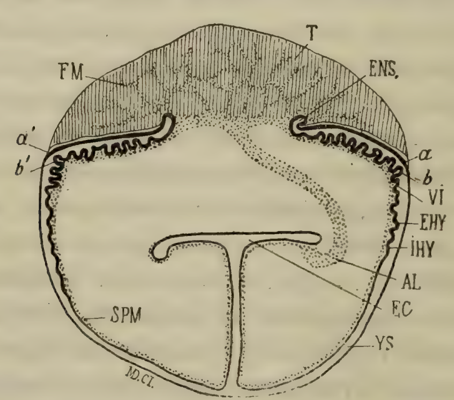


Fig. CI. Robinson, figure 9. — Légende de Robinson : Section médiane d'un œuf de souris au 14[e] jour (voir l'explic. de la fig. CIII).

nombreux espaces tapissés de cellules épithéliales cubiques. En les suivant sur des coupes sériées, on voit que ces espaces sont en continuité avec le sinus entodermique. Duval a émis l'idée que ce sinus est festonné et que les espaces en question sont purement des parties de ces festons intéressés par une coupe qui ne passe pas

par le milieu du hile du placenta. A l'appui de cette explication, il fait remarquer que l'épithélium du sinus entodermique est cubique sur la paroi qui revêt le mésoblaste et aplati au contraire sur la paroi externe, du côté du trophoblaste, et que, semblablement, des deux parois des espaces en question, l'une est revêtue d'épithélium cubique, l'autre d'épithélium aplati. Si ces espaces ne se rencontraient que sur des coupes passant par le bord du hile, l'explication de Duval pourrait être acceptée comme satisfaisante; mais comme ils se rencontrent aussi dans toutes les coupes qui passent par le hile, et qu'ils s'anastomosent les uns avec les autres dans ce hile, ils représentent quelque chose de plus que la coupe des bords festonnés du sinus entodermique. En réalité ce sont des diverticules de ce sinus entodermique, diverticules qui ont pénétré dans le hile et se sont anastomosés dans son intérieur [1]. »

Ainsi l'existence de cet entoderme ectoplacentaire jusque dans le placenta du rat est chose bien constatée aujourd'hui, et la description comme les figures de Robinson sont en tout confirmatives des nôtres. Quant à la signification physiologique de cet entoderme ectoplacentaire, Robinson émet à son égard des vues fort originales que nous tenons à reproduire, car elles nous amèneront à rechercher, dans un examen d'ensemble, quels sont, chez les autres rongeurs, les rapports de l'entoderme avec le placenta.

« La signification de ces dispositions particulières, dit Robinson (p. 315), est mise en évidence par ce fait que ces diverticules pénètrent dans le hile précisément au moment où la caduque réfléchie cesse d'être vascularisée, c'est-à-dire au moment où cessent les échanges endosmotiques entre le sang maternel et le sac vitellin; et en effet, au seizième jour, la caduque réfléchie et le feuillet externe de l'hypoblaste se réduisent à une mince membrane privée de vaisseaux, EHY, fig. 10 (fig. CII, ci-contre), qui sépare la cavité du sac vitellin d'avec la cavité du canal utérin... (p. 315). Après le seizième jour, cette paroi externe du sac vitellin, à partir du bord du trophoblaste, s'atrophie de plus en plus et bientôt dispa-

1. Très volontiers nous acceptons l'explication de Robinson. Après avoir revu nos pièces, nous reconnaissons que ces festons entodermiques sont plus développés que nous ne l'avions dit tout d'abord, et que ce sont bien réellement des diverticules que le sinus entodermique pousse dans le hile du placenta. Mais ces diverticules ne s'anastomosent pas; ils se terminent en cul-de-sac; ils forment une gaine entodermique avec gros vaisseaux allantoïdiens, gaine à deux feuillets, l'un pariétal, l'autre viscéral, pour continuer la comparaison que nous avons précédemment faite entre les dispositions de chacune de ces gaines et celles d'une séreuse.

raît complètement. Lorsque le diamètre du placenta a atteint 7 millimètres et demi, fig. 11 (fig. CIII, ci-contre), la seule partie qui reste de cette paroi externe est représentée par l'hypoblaste qui revêt le placenta depuis son hile jusqu'à son bord. Alors la cavité du sac vitellin, s'étendant du hile au bord du trophoblaste, com-

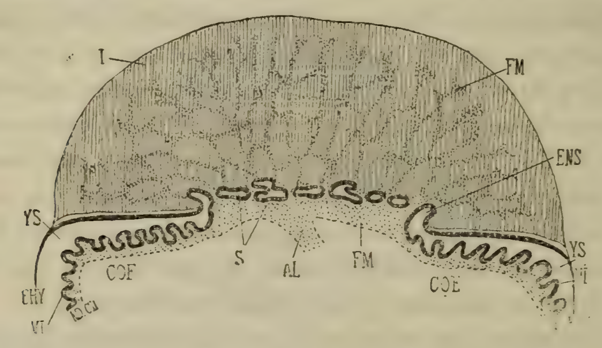


Fig. CII. Robinson, figure 10. — Légende de Robinson : Section médiane du placenta et des parties attenantes du sac vitellin d'un œuf de souris au 16e jour (pour les lettres, voir la fig. CIII).

munique librement, au niveau de ce bord, avec la cavité utérine, et la plus grande partie de l'hypoblaste interne, de *b* à *b'*, fig. 9 (fig. CI, ci-contre) baigne dans les liquides utérins. Or à ce moment

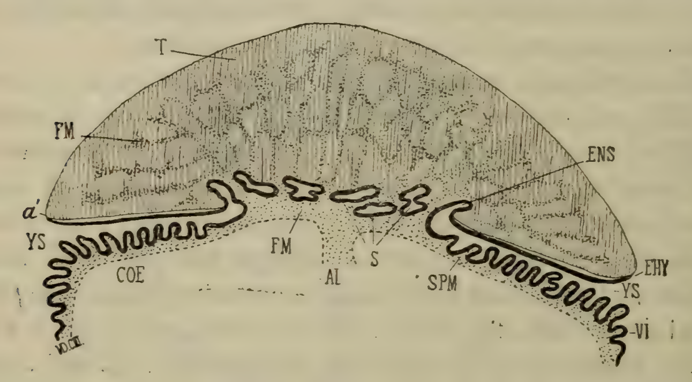


Fig. CIII. Robinson, figure 11. — Légende de Robinson : Section médiane du placenta et des parties attenantes du sac vitellin de la souris, environ au 18e jour. — Lettres explicatives des figures C à CIII : — AL, Allantoïde ; — AM, amnios ; — AMC, cavité de l'amnios ; — COE, cœlome ; — EC, canal intestinal ; — EHY, feuillet externe de l'hypoblaste (entoderme distal) ; — EMY, hypoblaste embryonnaire (intestinal) ; — ENS, sinus entodermique ; — IHY, feuillet interne de l'hypoblaste (entoderme proximal) ; — NC, gouttière nerveuse ou canal médullaire ; — S, diverticules hypoblastiques dans le hile du placenta ; — SPM, mésoblaste splanchnique ; — T, trophoblaste ; — YS, sac vitellin ; — VI, villosités du feuillet interne de l'hypoblaste.

les villosités de ce feuillet se développent grandement, et la région du sinus entodermique, dans le hile du placenta, devient large

et tortueuse (p. 316)... Il semble donc (p. 319) que, à mesure que les relations intimes du sac vitellin avec le sang maternel diminuent dans une région (atrophie de la caduque réfléchie et de ses vaisseaux), elles augmentent dans une autre, puisqu'alors se détachent du sinus entodermique de nombreux diverticules qui pénètrent le hile du placenta, où, placés entre le mésoblaste et le trophoblaste, ils sont en relation d'un côté avec le sang maternel, et de l'autre avec les vaisseaux fœtaux... On peut être ainsi amené à supposer que le feuillet interne du sac vitellin et ces diverticules du hile du placenta servent bien moins à un échange nutritif qu'à une fonction d'excrétion destinée à éliminer certains produits de la circulation fœtale... (p. 320).

« Je ne sache pas qu'une semblable pénétration du placenta par des diverticules hypoblastiques du sac vitellin ait été observée chez d'autres mammifères que le rat et la souris. Mais il faut remarquer que chez la majorité des mammifères le diverticule allantoïdien de l'intestin postérieur s'étend dans le mésoblaste allantoïdien jusque dans la région du placenta. Ce diverticule est généralement considéré comme une vessie urinaire qui, précocement développée et énormément étendue, aurait acquis des fonctions relatives aux échanges respiratoires et nutritifs, et cela moins par son revêtement interne hypoblastique que par ses éléments mésodermiques. Les phénomènes observés pendant le développement du rat et de la souris amènent à une conclusion un peu différente, car ils nous montrent qu'il est de première importance pour l'embryon que l'hypoblaste contracte des relations intimes avec le sang maternel; et il semble que cet hypoblaste peut arriver au placenta soit comme paroi du sac vitellin, soit comme diverticule de l'intestin postérieur, la région d'où dérive cet hypoblaste placentaire étant chose indifférente » (p. 321).

Ces considérations nous ont fait penser qu'il serait intéressant de revoir comment se comporte l'entoderme relativement au placenta, comparativement chez le lapin, le rat et le cochon d'Inde. Cette comparaison, disons-le tout de suite, va précisément nous montrer, en concordance avec les idées de Robinson, que, chez le lapin, qui possède une véritable vésicule allantoïdienne, creuse et tapissée d'entoderme, c'est-à-dire chez lequel l'entoderme arrive ainsi dans le territoire du placenta, il n'y a pas de relations de contact entre le placenta et l'entoderme de la vésicule ombilicale,

tandis que chez le type rat-souris, et chez le cochon d'Inde, qui n'ont pas d'entoderme allantoïdien, la vésicule ombilicale donne un entoderme ectoplacentaire, lequel, chez le rat, pénètre dans le placenta, tandis que chez le cochon d'Inde il revêt la surface externe du disque placentaire, ne pénétrant pas dans le hile du placenta, mais s'étendant très loin sur la face supérieure du disque placentaire. Ce point de vue, évidemment confirmatif des idées de Robinson, étant signalé, c'est surtout la question de morphologie pure qui nous intéresse et sur laquelle nous allons insister.

Les éléments de cette étude sont épars dans les planches du présent mémoire; mais il nous a paru intéressant de les rappro-

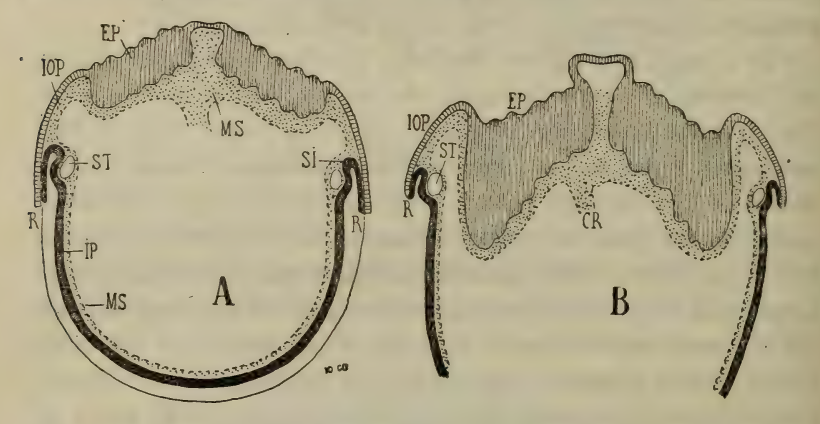


Fig. CIV. — Schéma des rapports de l'entoderme de la vésicule ombilicale avec l'ectoplacenta chez le lapin. — A, état au 15e jour (voir la fig. 40 de la planche IV); — B, état à la fin de la gestation (voir les fig. 61, 66, 67 et 68 de la planche VI); — EP, ectoplacenta; — IOP, zone inter-ombilico-placentaire; — ST, sinus terminal; — R, zone résiduelle; — IP, entoderme proximal; — MS, mésoderme; — CR, cordon.

cher ici en une série de figures schématiques, de manière que le lecteur puisse saisir d'un coup d'œil l'ensemble de la question. Dans ces figures nous représenterons non seulement les dispositions définitives, telles qu'on les trouve sur le placenta achevé, mais encore les conditions primitives qui ont amené ces dispositions; ce sera ainsi une sorte de récapitulation et de résumé de l'ensemble de nos études sur le placenta des rongeurs.

La figure CIV représente l'état des choses chez le lapin; ici l'entoderme de la vésicule ombilicale reste loin du placenta; le sinus terminal (ST), qui marque la région où l'entoderme proximal se continue avec l'entoderme distal, est rattaché au placenta par la formation que nous avons étudiée sous le nom de zone inter-ombilico-

placentaire, laquelle ne renferme que de l'ectoderme et du mésoderme. La zone résiduelle (R), c'est-à-dire les restes de l'ectoderme et de l'entoderme distaux, était au quinzième jour (fig. CIV, en A) appendue à la zone inter-ombilico-placentaire assez loin au-dessous du placenta; par le fait de l'accroissement de ce dernier, cette zone résiduelle paraît remonter vers le bord du disque placentaire (fig. CIV, en B), mais n'arrive pas cependant à s'insérer sur le

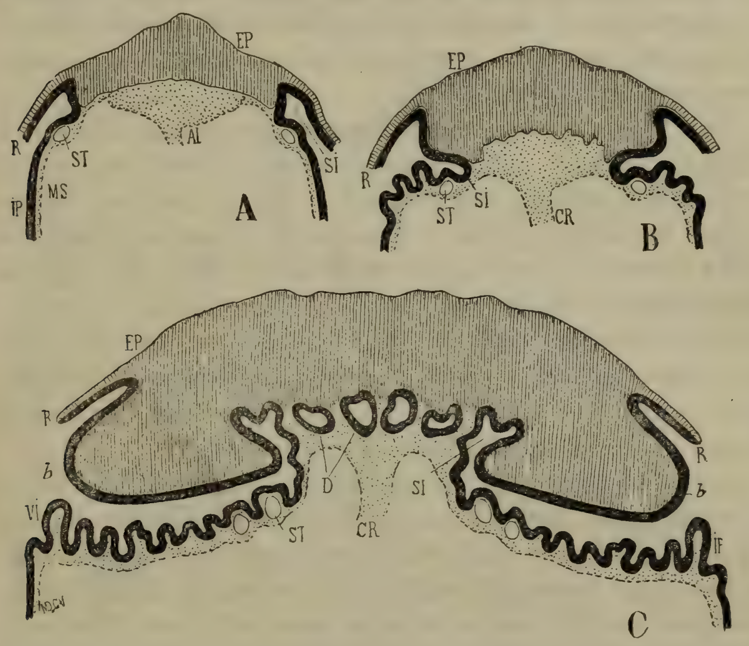


Fig. CV. — Schéma des rapports de l'entoderme de la vésicule ombilicale avec l'ectoplacenta chez le type rat-souris; — A, état au 11e jour (voir la fig. 125 de la planche XI); — B, état au 13e jour (voir les fig. 130 et 132 de la planche XI); — C, état du placenta à terme. — Lettres comme pour la figure précédente; de plus : — SI, sinus entodermique du placenta; — D, diverticules poussés dans le hile du placenta par le sinus endotermique; — VI, villosités de l'entoderme proximal.

placenta lui-même; elle y est rattachée par la zone IOP. Le fait intéressant va être de rechercher chez les deux autres types la situation de cette zone résiduelle, ses rapports primitifs et définitifs avec le placenta.

La figure CV nous donne les dispositions que présente le type rat-souris. Nous avons vu que dès le début l'entoderme arrive à la base du cône ectoplacentaire; aussi au onzième jour (fig. CV, en A) trouvons-nous un entoderme ectoplacentaire (en SI) correspondant à la région où l'entoderme proximal se continue avec l'entoderme

distal, entre le sinus terminal (ST) et l'insertion placentaire de la zone résiduelle (R). Par l'accroissement en étendue du placenta, et par suite du reploiement que nous avons longuement décrit dans le bord de son disque, cet entoderme ectoplacentaire s'étend considérablement du onzième au treizième jour (fig. CV, en B) et arrive jusqu'au hile du placenta où il forme le sinus entodermique (SI, en B). C'est ce sinus entodermique qui donne alors naissance aux diverticules (D, fig. CV, en C) sur lesquels Robinson a de nouveau attiré l'attention, diverticules qui pénètrent et se ramifient dans le hile du placenta.

Ainsi, tandis qu'il n'y a pas d'entoderme ectoplacentaire chez le lapin, il y en a un fort étendu chez le rat; cet entoderme occupe toute la face inférieure du placenta, y compris l'intérieur du hile, et, sur une coupe, s'étend de l'insertion de la zone résiduelle d'un côté à l'insertion du côté opposé (R,R, fig. CV, en C). Il n'y a qu'une faible étendue de la face supérieure du disque placentaire qui soit revêtue d'entoderme; c'est la courte bande qui est entre l'insertion de la zone résiduelle et la circonférence, le bord saillant du placenta (de R en *b*, fig. CV, en C). Nous allons voir que chez le cochon d'Inde les rapports sont entièrement inverses.

La figure CVI résume les rapports de l'entoderme avec l'ectoplacenta, chez le cochon d'Inde. Ici il faut plus que jamais examiner l'état des parties au début du développement pour pouvoir comprendre leurs dispositions sur l'organe à terme. En A nous voyons l'ectoplacenta (EP) dans sa forme primitive de calotte ectoplacentaire. Dès ce moment l'entoderme revêt (en IE) une étendue considérable de la surface supérieure de cette calotte. En R cet entoderme s'arrête en se recourbant légèrement en dehors. Nous savons que ce léger renversement de l'entoderme correspond au court revêtement que ce feuillet fournissait à l'origine de l'ectoderme distal; et comme nous savons aussi que l'ectoderme distal s'atrophie de très bonne heure, et qu'il n'y a jamais, chez le cochon d'Inde, d'entoderme distal, il est facile de reconnaître que cette courte portion renversée en dehors représente la *zone résiduelle* des autres rongeurs. Un coup d'œil sur les figures LVI, LVII et LVIII (ci-dessus, dans le texte) suffira au lecteur pour comprendre combien cette homologie est évidente, et nous dispensera de longues explications que nous avons du reste déjà données à propos desdites figures.

Si maintenant, partant de cet état primitif (9e jour), nous nous

rappelons que l'ectoplacenta pousse dans le terrain maternel les racines plasmodiales sur la description desquelles nous avons tant insisté (RP, RP, fig. CVI, en B), et que le placenta subit un large mouvement d'ampliation latérale, tandis que sa partie médiane demeure relativement stationnaire (toit de l'excavation ectoplacentaire), nous comprendrons que la zone résiduelle se trouve séparée du reste de l'entoderme ectoplacentaire et arrive à être perdue

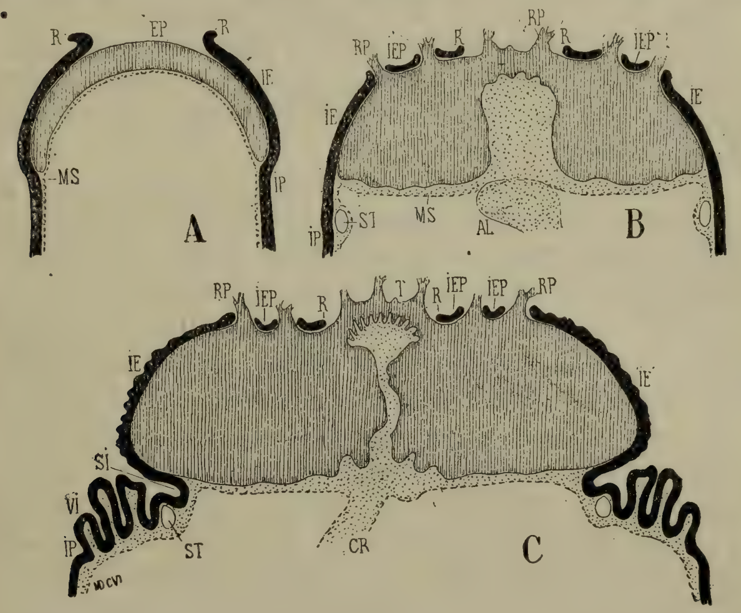


Fig. CVI. — Schéma des rapports de l'entoderme de la vésicule ombilicale avec le placenta chez le cochon d'Inde; — A, état au 9e jour (voir les fig. 207, 209, 211 de la planche XVIII); — B, état au 17e jour (voir les fig. 236 et 237 de la planche XIX); — C, état du placenta achevé. — Lettres comme dans les figures précédentes; de plus : — IE, entoderme ectoplacentaire; — IEP, traînées de cet entoderme détachées par les racines plasmodiales (RP) de l'ectoplacenta; — T, toit de l'excavation de l'ectoplacenta.

pour ainsi dire dans la sérotine. Les poussées ou racines plasmodiales de l'ectoplacenta interrompent ainsi, de place en place, sur une coupe, la continuité de l'entoderme ectoplacentaire, dont une partie (IE, fig. CVI, en B et C) reste bien visible et facilement reconnaissable sur la région libre de la face supérieure ou face convexe du placenta, mais dont les autres parties (IEP, *ibidem*) sont enclavées dans les régions latérales du pédicule du placenta, et forment ces traînées de cellules épithéliales énigmatiques que nous avons décrites et interprétées à propos de la figure 152 de la planche XXI. Ainsi, chez le cochon d'Inde, l'entoderme ectopla-

centaire revêt la face supérieure de l'ectoplacenta, et la revêt beaucoup plus loin que ne pourrait le faire supposer un examen superficiel, puisqu'il s'enfonce jusque sur la partie de cette face qui adhère à la sérotine, et qu'il faut chercher l'homologue de la zone résiduelle des autres rongeurs jusque près du centre du pédicule que la caduque sérotine forme au placenta, c'est-à-dire en plein tissu maternel (R, fig. CVI, C). Au contraire (fig. CVI, en C), l'entoderme ne revêt qu'une partie presque insignifiante de la face inférieure du placenta lorsque celui-ci a atteint son développement complet, et le repli qui est l'homologue du sinus entodermique du type rat-souris reste, chez le cochon d'Inde, bien loin du hile du placenta (voir SI, fig. CVI, en C).

Rien n'est plus frappant que ce contraste absolu dans les dispositions de l'entoderme ectoplacentaire, chez le rat d'une part, chez le cochon d'Inde de l'autre. Chez le premier, ce revêtement entodermique s'attache surtout à la face inférieure, face fœtale, du placenta et la revêt en pénétrant jusque dans le hile placentaire, avec les vaisseaux fœtaux; chez le second, ce revêtement entodermique s'attache essentiellement à la face supérieure, face maternelle, et la revêt jusque dans ses connexions avec les tissus maternels, jusqu'au contact des sinus vasculaires pleins de sang maternel. Sans doute que si Robinson avait connu ces dernières dispositions, il y aurait trouvé une confirmation de ses vues originales sur l'importance du sac vitellin, c'est-à-dire de l'entoderme. Ne nous attachant ici qu'à la comparaison morphologique de ces dispositions, nous avons tenu à bien montrer ce contraste; il sera du reste facile au lecteur, par l'étude des figures CIV à CVI, de voir que ces dispositions si différentes, chez le cochon d'Inde et le type rat-souris, sont reliées entre elles par une forme, sinon intermédiaire, mais qu'on peut au moins considérer comme une origine commune, un point de départ commun, à savoir la disposition que présente l'œuf du lapin (fig. CIV). Il sera cependant intéressant de voir ce que nous révèleront un jour à cet égard les recherches d'embryologie sur les autres rongeurs, alors qu'il aura été possible de suivre chez eux ces diverses formations avec autant de détails que nous avons pu le faire sur les trois types qu'il nous a été donné d'étudier.

Dans notre désir de donner un historique aussi complet que possible, nous citerons ici, sur le placenta du rat, un travail déjà ancien, mais qui nous avait échappé jusqu'à présent. C'est une

courte note de H. Châtellier, parue en 1886 [1]. L'auteur signale, sur une coupe totale du placenta dans ses connexions naturelles, la présence « d'une ligne qui part d'une des extrémités de la coupe et qu'on peut suivre jusqu'à l'autre extrémité; cette ligne fixe d'une façon intense le carmin; ses deux extrémités commencent en un point symétrique, au-dessus du cul-de-sac que les vestiges de la caduque réfléchie forment avec la caduque utérine... Dans certaines préparations on voit la ligne foncée se prolonger sans interruption d'une extrémité à l'autre; dans d'autres préparations, elle est interrompue... etc. » Et l'auteur conclut en disant : « La signification de ce diaphragme n'est pas établie et appelle de nouvelles études. » Il sera facile au lecteur, en se reportant à la figure 176 de notre planche XV, de retrouver, en 4, cette ligne foncée décrivant une sorte de diaphragme entre les tissus maternels et les tissus fœtaux, c'est-à-dire de reconnaître en elle cette couche en effet si particulière au placenta du rat et de la souris et qui est une formation plasmodiale endovasculaire (voir aussi la figure 166). Il est évident du reste que ce que l'auteur désigne comme vestiges de la caduque réfléchie n'est autre chose que la *zone résiduelle* (R, fig. 176).

Nous terminerons cet appendice par quelques indications bibliographiques relatives à un point sur lequel nous n'avons pas l'intention d'insister. Il s'agit de l'organo-placentoïde que nous avons décrit dans l'œuf des oiseaux, et dont, au cours du présent mémoire, nous avons eu l'occasion de signaler les analogies avec les formations ectoplacentaires des mammifères. Nous voulons dire seulement, pour le moment, que l'organe placentoïde des oiseaux, ou des formations analogues, ont été retrouvées et soigneusement décrites chez d'autres ovipares, par Mitsukuri, chez la tortue [2], par Giacomini, chez un saurien vivipare [3].

1. Henri Châtellier, *Étude sur un point de l'anatomie du placenta chez les femelles du rat blanc.* (Nouvelles Archives d'Obstétriques et de Gynécologie, 25 août 1886, p. 488.)

2. Mitsukuri et Ishikawa, *On the formation of the germinal layers in Chelonia.* (*Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 27; 1886.) — Mitsukuri, *On the fœtal membranes of Chelonia.* (*Journ. of the college of science, Imperial university. Japan*, 1890, vol. IV.) — Mitsukuri, *Further studies on the formation of the germinal layers in Chelonia.* (*Ibid.*, 1891, vol. V.)

3. Ercole Giacomini, *Materiali per la storia dello sviluppo del Seps Chalcides.* (*Monitore zoologico italiano*, sept.-oct. 1891. Firenze. — Voir aussi : *Anatomischer Anzeiger*, 1891, t. VI, n° 19.)

Explication des planches.

Planche XVI.

Fig. 247. — Coupe horizontale de l'ensemble du toit de l'excavation ectoplacentaire, selon la ligne 247 de la figure 248. — Fin du premier mois de la gestation; grossissement de 16 fois. — NM, noyau mésodermique occupant le centre de cette formation; — PV, PV, larges sinus sanguins formés par les racines plasmodiales étudiées dans les stades précédents; — SR, tissu de la sérotine.

Fig. 248. — Coupe médiane perpendiculaire du disque placentaire; on a essentiellement représenté le toit de l'excavation centrale (T) et les parties voisines. — Fin du premier mois; grossissement de 18 fois. — La ligne 247 represente le niveau et la direction de la coupe representée dans la figure 247; — NM, noyau mésodermique; — MA, axe mésodermique du placenta; — P, cloisons périlobulaires; — C, espaces centro-lobulaires; — G, couche des cellules géantes; — IE, entoderme ectoplacentaire; — S, sillon utéro-placentaire; — SR, sérotine; — x, région dont les détails sont reproduits à un plus fort grossissement dans la figure 255.

Fig. 249. — Transformations des éléments de la caduque sérotine pour donner naissance à une partie de la pulpe diffluente qui occupe le centre du pédicule du placenta. Voir le texte. Voir aussi la figure 256 pour les autres élements épars dans cette pulpe.

Fig. 250. — Partie externe de la région circulaire par laquelle les gros sinus de la caduque pénètrent dans le placenta (voir la figure 248 en S et PV). Grossissement de 55 fois. — S, sillon utéro-placentaire; — IE, entoderme ectoplacentaire se continuant (en *ie*), sur une faible étendue, sur la surface de la sérotine; — G, G, cellules géantes ectodermiques. — PV, sinus à parois plasmodiales, voie de la circulation inter-utéro-placentaire; — SS, sinus à paroi simplement endothéliale succédant au précédent.

Fig. 251. — Les éléments nucléaires (amas de granulations chromatiques) des saillies villeuses du toit de l'excavation ectoplacentaire (figure 255, en LC).

Fig. 252. — Une partie de la région circulaire par laquelle les gros sinus de la sérotine pénètrent dans le placenta (la région à gauche de PV dans la figure 248). — SR, tissu spécial de la sérotine de cette région; — PV, couche plasmodiale endovasculaire individualisée eu deux cellules géantes; — G, G, cellules géantes de la face supérieure du disque placentaire; — g, g, cellules géantes de la zone la plus externe du toit de l'excavation ectoplacentaire; — IE, restes méconnaissables de l'entoderme ectoplacentaire évaginé et circonscrit lors de la formation des racines plasmodiales de l'ectoplacenta.

Fig. 253. — Coupe totale du placenta vers le 30e jour de la gestation. — Grossissement de 3 fois. — On voit la lobulation du placenta déjà bien indiquée (comparer avec la fig. 254 d'un stade plus jeune, et la figure 269 d'un stade plus avancé); — CR, cordon; — CD, restes de la caduque réfléchie; — AM, amnios; — MA, axe mesodermique du placenta; — T, toit de l'excavation ectoplacentaire; — CS, tissu pulpeux de la sérotine.

Fig. 254. — Coupe totale du placenta au 26e jour de la gestation; grossissement de 4 fois. — 2, 2, plasmode remanié; — 3, 3, plasmode primitif. — Lettres comme dans la figure précédente.

Fig. 255. — Les éléments du toit de l'excavation ectoplacentaire (région x de la fig. 248) à un grossissement de 300 fois; — LC, lame compacte constituant les saillies villeuses du toit; — LM, couche de plasmode réticulé; — G, cellules géantes ectodermiques, confinant à la sérotine.

Fig. 256. — Éléments épars dans la pulpe centrale du pédicule du placenta (sérotine) et qui représentent les restes des racines plasmodiales que l'ectoplacenta a poussées primitivement dans la sérotine. (Pour les autres éléments de cette pulpe, voir la figure 249.)

Fig. 257. — La substance striée du lobule placentaire à la fin du second mois de la gestation; pièce dont le sang fœtal s'était écoulé; fixation à l'alcool; grossissement de 300 fois. — CC, canalicules sanguimaternels; *cc*, capillaires fœtaux vides et revenus sur eux-mêmes.

Fig. 258. — Aspect type d'une coupe de la substance striée du lobule placentaire du cochon d'Inde au commencement du second mois de la gestation. Coupe perpendiculaire à la direction des vaisseaux; grossissement de 300 fois. — CC, canalicules sanguimaternels; — *cc*, capillaires fœtaux.

Fig. 259. — Éléments de la substance striée d'un lobule placentaire conservé dans l'alcool faible; — CC, canalicules sanguimaternels; — *cc*, capillaires fœtaux, vides, à parois plissees et accolées; — L, L, portion de la substance de la cloison périlobulaire correspondante.

Fig. 260. — Trois canalicules sanguimaternels et les capillaires fœtaux interposés, pris en pleine substance striée, sur la même pièce que pour la figure 259.

Fig. 261. — Substance striée du lobule placentaire à la fin du second mois, vaisseaux fœtaux injectés avec de la gélatine peu colorée (Comparer avec la figure 257).

Fig. 262. — Même préparation que pour la figure 258, mais sur une coupe parallèle à la direction des vaisseaux. — Mêmes lettres.

Fig. 263. — Substance striée du lobule placentaire vers le 30e jour de la gestation. — CC, canalicules sanguimaternels à parois plasmodiales encore épaisses, avec accumulations locales de noyaux; — *cc*, capillaires fœtaux.

Fig. 264. — Capillaires fœtaux et canalicules sanguimaternels d'une pièce conservée dans le liquide de Muller; grossissement de 300 fois. — N, noyau de la paroi plasmodiale des canalicules sanguimaternels; — Dans ces canalicules (CC) les globules du sang sont ronds et non déformés; — Dans les capillaires fœtaux (*cc*) les globules sont tassés et déformés par compression réciproque.

Fig. 265. — Fragment de coupe de la substance striée d'un lobule placentaire, d'une pièce où les voies de la circulation maternelle ont été fortement remplies par une injection (voir le texte).

Fig. 266 et 267. — Coupe transversale (fig. 266) et longitudinale (267) des capillaires fœtaux de la substance striée remplis par une injection à la gélatine. — Lettres comme ci-dessus.

PLANCHE XVII.

Fig. 268. — Parties constituantes du lobule placentaire achevé, à un grossissement de 35 fois. — P, cloison périlobulaire avec ses grandes lacunes sanguimaternelles (en LP, LP) entourées de la substance spongieuse que forment les petites lacunes sanguimaternelles; — FA, FA, vaisseaux fœtaux afférents du lobule; — SS, substance striée du lobule; — C, espace centro-lobulaire avec les vaisseaux efférents fœtaux (FE, FE), et les lacunes sanguimaternelles centro-lobulaires ou afférentes (LC, LC).

Fig. 269. — Coupe totale du placenta vers l'époque du terme. Grossissement de 2 fois. On voit la lobulation complète du placenta, chaque lobule étant circonscrit par les cloisons périlobulaires d'aspect plus foncé. — MA, axe mésodermique du placenta; — T, toit de l'excavation ectoplacentaire; — CR, cordon; — CD, restes de la caduque réfléchie; on voit qu'au niveau de ces restes le placenta est rattachée à l'utérus par un véritable pédicule, formé en haut par la sérotine, en bas par le toit de l'excavation ectoplacentaire (CS, tissu pulpeux de la sérotine). — *x*, région dont la constitution est étudiée dans la figure 271. — 1, zone d'adhérence du placenta à la caduque; — 2, insertion de la vésicule ombilicale à la face inférieure ou fœtale du placenta.

Fig. 270. — Une portion d'un espace centro-lobulaire à un grossissement de 300 fois; — FE, FE, vaisseaux fœtaux efférents; — LC, lacune sanguimaternelle centro-lobulaire; — CC, canalicules sanguimaternels de la substance striée du lobule; — *cc*, capillaires fœtaux de cette substance.

Fig. 271. — Éléments d'une cloison périlobulaire confinant d'autre part (en haut de la figure) à la surface même du disque placentaire (région *x* de la fig. 269); Placenta du second mois; Grossissement de 300 fois. — IE, entoderme ectoplacentaire; — G, cellules géantes ectodermiques; — LP, LP, grandes lacunes sanguimaternelles de la cloison périlobulaire; — FA, FA, vaisseaux fœtaux afférents. — (Comparer avec la figure 230, pl. XIV.) La région représentée dans la présente figure est la région *x* de la figure 269.

Fig. 272. — Une villosité de l'entoderme (membrane la plus externe de l'œuf) prise au voisinage du placenta, vers la fin de la gestation (en V, fig. 269).

Fig. 273. — Série récapitulative (voir le texte) des figures destinées à montrer les transformations de l'ectoplacenta et particulièrement la signification du toit de la cavité ectoplacentaire. — A, état au 13e jour (fig. 219, pl. XVIII); — B, 14e jour (223, XIX); — C, 17e jour (236, XIX); — D, 19e jour (238, XX); — F, 21e jour (242, XX); F, 26e jour (254, XXI); — G, second mois (253, XXI; et 269, XXII).

Fig. 274. — Une série de lobules du placenta au commencement du second mois, à un grossissement de 8 à 9 fois. — P, espaces périlobulaires (lacunes sanguimaternelles efférentes); — *c*, espaces centro-lobulaires (voir figure 270); — SS, substance striée du lobule placentaire; — IE, entoderme ectoplacentaire. — La coupe ici figurée est oblique et non parallèle à la surface du disque placentaire, de sorte que sa partie supérieure gauche porte sur des lobules placés près de la face maternelle du placenta, et sa partie inférieure droite sur des lobules plus voisins de la face fœtale (voir le texte).

Fig. 275. — Fragment de cloison périlobulaire du placenta dans la première moitié du second mois de la gestation; grossissement de 300 fois. — LP, LP, grandes lacunes sanguimaternelles; — FA, FA, vaisseaux afférents fœtaux; — *cc*, capillaires fœtaux; — CC, canalicules sanguimaternels interposés à ces capillaires.

Fig. 276. — Vue d'ensemble d'un lobule placentaire injecté par les voies maternelles : dessin des canalicules sanguimaternels, des lacunes efférentes et afférentes.

Fig. 277. — Vue d'ensemble d'un lobule injecté par les vaisseaux fœtaux; dessin des capillaires fœtaux et des vaisseaux fœtaux afférents et efférents.

NOTE SUR

L'ÉNERGIE ET LA VITESSE DES MOUVEMENTS VOLONTAIRES

CONSIDÉRÉS DANS

L'HÉMIPLÉGIE PAR LÉSION CÉRÉBRALE, DANS L'AMYOSTHÉNIE HYSTÉRIQUE ET EN PARTICULIER DANS LA SURDI-MUTITÉ

PAR MM.

CH. FÉRÉ et **P. OUVRY**

Médecin de Bicêtre. Interne provisoire.

Le rapport qui existe entre l'énergie et la rapidité des mouvements volontaires a déjà été mis en lumière par l'un de nous dans plusieurs travaux où ont été étudiées diverses conditions physiologiques ou pathologiques [1]. Il nous a cependant paru utile d'appeler encore l'attention sur quelques faits particulièrement démonstratifs.

Nous avons étudié de nouveau par exemple dans l'hémiplégie incomplète de cause organique et dans l'hémiamyosthénie hystérique le temps de réaction de muscles bien habitués à agir symétriquement, comme les muscles de la face. Les quelques tracés qui suivent, et qui reproduisent les faits mis en lumière par un grand nombre d'expériences, rendent très clairement compte des phénomènes.

Deux tambours récepteurs sont fixés à l'aide d'une double armature de chaque côté de la face, de sorte que le bouton de chaque

1. Ch. Féré, *Note sur le temps de résection chez les hystériques et les épileptiques* (*C. R. Soc. de Biologie*, 1889, p. 67). — *Les épilepsies et les épileptiques*, 1890, p. 194. — *L'énergie et la vitesse des mouvements volontaires* (*Rev. phil.*, 1889). — *Note sur la physiologie de l'attention* (*Revue philosophique*, 1890). — *Note sur l'exploration des mouvements de quelques muscles de la face* (*C. R. Soc. de Biologie*, 1890, p. 649). — *Note sur l'exploration des mouvements des lèvres* (*Ibid.*, 1891, p. 617). — *La Pathologie des émotions*, 1892, p. 391.

tambour porte suivant le cas sur le masséter, sur les zygomatiques, sur l'aile du nez ; et le malade est invité à faire naturellement un mouvement symétrique de mastication, un sourire, à ouvrir les



Fig. 1. — Tracés de la contraction des masséters droit (supérieur) et gauche (inférieur), chez une hémiplégique gauche. — Diapason de 100 vibrations doubles à la seconde.

narines. Dans le premier cas d'un hémiplégique du côté droit, on voit sur les figures 1, 2, 3, que le soulèvement est en retard du côté hémi-

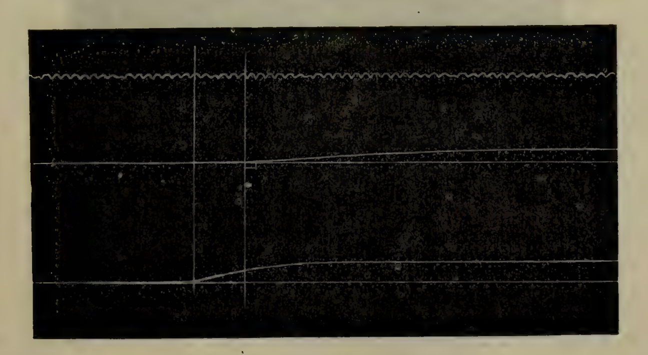


Fig. 2. — Tracés de la contraction des zygomatiques droit (supérieur) et gauche (inférieur), chez le même hémiplégique.

plégique de 4 ou 5 centièmes de seconde ; et dans le second cas, d'un hystérique amyosthénique et anesthésique à gauche, sans paralysie véritable, un retard presque aussi prononcé de ce côté gauche (fig. 4, 5, 6). Bien què l'appareil ne soit pas propre à mesurer exactement l'énergie de la contraction, on voit dans la plupart des tracés

que la courbe la plus marquée est du côté où la contraction est la plus précoce. Du reste on peut constater qu'il existe un rapport

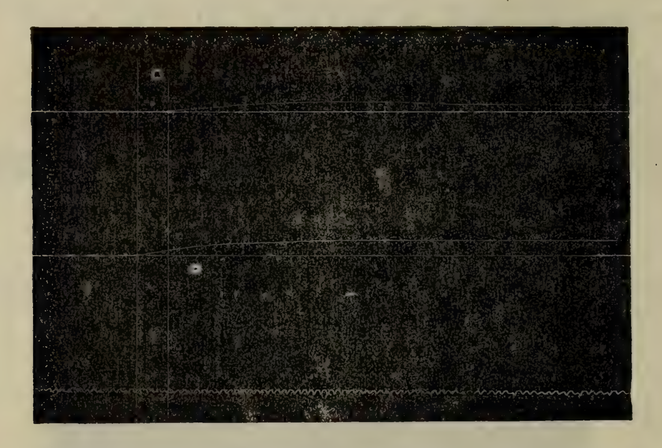


Fig. 3. — Tracés de l'élévation des ailes du nez (droite, supérieure), chez le même hémiplégique.

entre l'énergie de la contraction et sa rapidité en particulier pour le masséter, grâce à un appareil particulier imaginé par l'un de



Fig. 4. — Tracés de la contraction des masséters (droit, supérieur), chez une hystérique amyosthénique, surtout à gauche.

nous [1], et qui nous montre que dans le cas de l'hémiplégique les muscles élévateurs de la mâchoire donnent à gauche une pression de 48 kil. et seulement de 22 à droite, tandis que chez l'hystérique,

1. Ch. Féré, *Note sur un dynamomètre maxillaire* (*C. R. Soc. de Biologie*, 1891, p. 619). — *Note sur la dynamométrie comparée des fléchisseurs des doigts et des élévateurs de la mâchoire* (*Ibid.*, p. 663).

ils donnent 42 à droite et 24 à gauche. Ces faits montrent une fois de plus que dans l'hémiplégie de cause cérébrale et dans l'hémi-

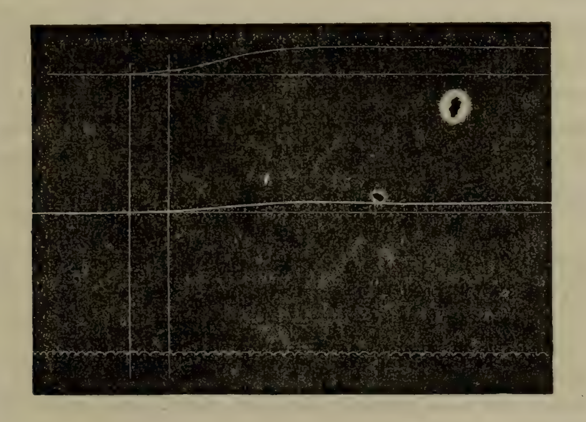


Fig. 5. — Tracés de la contraction des zygomatiques (droit, supérieur), chez la même hystérique.

amyosthénie hystérique les muscles moteurs animés par le trijumeau ne sont pas plus épargnés que ceux qui sont animés par le facial;

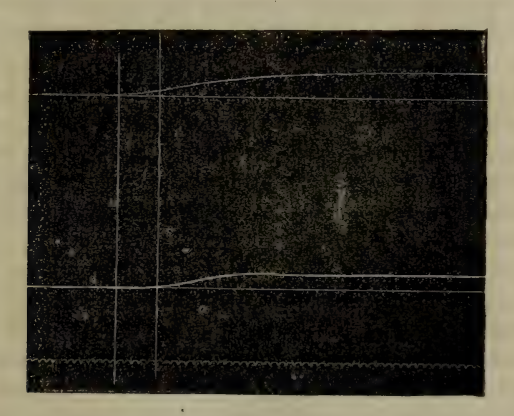


Fig. 6. — Tracés de l'élévation des ailes du nez, chez la même hystérique (droite, supérieure).

ils ne manquent pas d'intérêt au point de vue spécial des paralysies céphaliques si souvent niées à tort de l'hystérie.

Ce genre d'exploration n'est pas seulement utile au point de vue théorique, il a encore un intérêt en ce sens qu'il peut guider dans certains cas l'intervention thérapeutique. Tel est le cas par exemple pour

la mutité [1], où cette étude de la motilité volontaire permet de montrer que le défaut de la langue ne tient pas seulement à un trouble de l'adaptation du mouvement à l'articulation, mais aussi à une insuffisance de l'énergie et de la vitesse des mouvements vulgaires qui doivent être pris en considération. L'existence de défauts de la motilité générale indique la nécessité de l'exercice des mouvements généraux, qui a déjà été mise en pratique avec un succès relatif [2], et qui a paru légitime à ceux qui se livrent à la pratique de la pédagogie spéciale des sourds-muets [3].

Observation résumée. — A., dix-huit ans. Père alcoolique et actuellement tuberculeux. Mère migraineuse dès l'enfance. Une sœur de vingt-deux ans et un frère de vingt ans n'ont aucun accident névropathique. Deux imbéciles parmi les collatéraux.

A. est né trois semaines avant terme mais assez gros et bien portant. Il a été nourri au sein pendant dix-huit mois. Au dire de la mère, l'enfant pendant les premiers mois riait facilement, répondait aux agaceries, aux appels, lorsque vers le quatrième mois, il fit une maladie d'une quinzaine de jours, qui fut qualifiée de fièvre typhoïde, mais pendant laquelle il n'eut pas de diarrhée. A plusieurs reprises il eut des raideurs pendant lesquelles il se tenait immobile et restait pâle pendant plusieurs minutes. C'est à la suite de ces accidents que l'on s'aperçut qu'il louchait et qu'il n'entendait plus; il riait plus difficilement. Il n'a jamais parlé, et n'a commencé à marcher que vers trente mois. A six ans l'enfant a suivi un traitement aux Sourds-Muets pendant un an; on lui pratiquait le cathétérisme de la trompe d'Eustache toutes les semaines. Il parut alors percevoir des bruits du côté gauche. A dix ans il entra à l'école de Rueil, où il a appris à lire et à écrire. A quatorze ans il a eu sa première attaque d'épilepsie. Les attaques se sont renouvelées, à des intervalles variables, et elles ont motivé son envoi à Bicêtre. Il a eu 12 accès dans le mois d'avril.

A. est régulièrement constitué : taille 1,56, envergure 1,54, poids 61 kilos; il ne présente aucune anomalie grossière, sauf une asymétrie faciale assez marquée. La joue gauche est fortement aplatie et les muscles s'animent quelquefois de secousses; la bosse frontale gauche est aussi moins saillante, la pommette est moins volumineuse et aussi le maxillaire inférieur gauche. La commissure labiale gauche est tirée en arrière, la pointe du nez légèrement déviée à gauche; il en est de même de la luette. La lèvre inférieure est constamment animée de contractures

1. Ch. Féré, *Étude physiologique de quelques troubles de l'articulation* (*Nouv. Icon. de la Salpêtrière,* 1890, p. 168).

2. Ch. Féré, *Influence de l'exercice musculaire sur l'énergie, la rapidité et l'habileté des mouvements volontaires chez un bègue* (*C. R. Soc. de Biologie*, 1890, p. 676).

3. Aug. Boyer, *Éducation des organes vocaux du sourd-muet* (*Rev. internationale de l'enseignement des sourds-muets*, 1891, n° 6, p. 176).

fibrillaires qui cessent un instant quand on fixe l'attention du malade; de chaque côté du crâne en avant de la base de l'apophyse mastoïde une dépression en cupule qui pourrait contenir une amande. Le cuir chevelu présente de nombreuses cicatrices.

A. comprend assez bien les signes, et se prête avec intelligence aux expériences qu'on lui propose. La sensibilité paraît diminuer du côté gauche, surtout la sensibilité à la douleur; cette analgésie s'étend aussi bien à la face qu'aux deux membres. Dynamomètre, main droite, 32; main gauche, 38. Pas de diminution du champ visuel. L'odorat est très diminué, l'examen fait par le procédé de Passy donne comparativement aux sujets normaux que nous lui avons comparés les chiffres minima suivants: Essence de girofle 0,0016162 au lieu de 0,0005454; essence de mirbane 0,00003636 au lieu de 0,000001818; essence d'anis, 0,000016362 au lieu de 0,000005454; salicylate de méthyle 0,00003636 au lieu de 0,000012726. La gustation étudiée aussi au moyen de solutions titrées nous donne les minima suivants : acide picrique 0,000007575 au lieu de 0,000000191; sucre 0,00333 au lieu de 0,0002525; sel 0,000178 au lieu de 0,0001515; acide acétique 0,0000689 au lieu de 0,00006666.

Nous avons cherché à mesurer la capacité respiratoire, mais l'épreuve

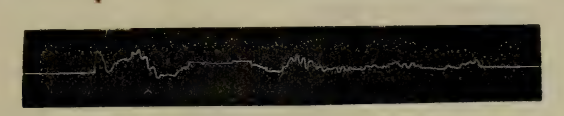


Fig. 7. — Instabilité de la langue chez A., sourd-muet; le tracé montre que l'attitude en propulsion ne peut pas être conservee.

a toujours été défectueuse à cause de la difficulté d'une occlusion énergique des lèvres; le volume d'air déplacé n'a pas dépassé 2000 centimètres cubes. La respiration est extrêmement superficielle et surtout diaphragmatique; à tel point que le pneumographe de Marey bien appliqué avec une forte constriction, ne donne qu'une ondulation presque imperceptible et le tracé abdominal est lui-même faible. La fréquence des mouvements varie de 18 à 20 par minute.

L'aspect et les fonctions de la langue méritent une description particulière. La langue est petite, aplatie dans sa moitié gauche qui est moins volumineuse, sa pointe est déviée à gauche, elle paraît jouir de tous ses mouvements, excepté dans une direction; A. est incapable de faire quitter à la pointe de sa langue le contact des dents inférieures et de la porter en haut; il lui est impossible de porter la langue vers la voûte palatine, il ne peut non plus projeter la pointe en avant que de quelques millimètres. La résistance à la pression mesurée avec le glosso-dynamomètre, donne dans le sens antéro-postérieur 250 gr., dans la direction latérale droite 250, dans la direction latérale gauche 200, c'est-à-dire que dans toute la direction la résistance est inférieure à la normale d'environ 2 tiers.

A ce défaut d'énergie de la motilité qui s'objective encore par l'im-

possibilité de conserver la position fixe appuyée sur la membrane du glosso-dynamographe (fig. 7), correspond un allongement considérable du temps de réaction. Au lieu d'être de 10 à 15 centièmes de seconde le temps de réaction motrice de la langue au signal donné par un contact cutané est de 0″425 de seconde en moyenne sur une série de 33 explorations, tandis que le temps de réaction du pouce droit à la même excitation n'est que 0″1852. (Dans tous les cas les expériences ont été faites les yeux clos hermétiquement.) Les mouvements de propulsion volontaire ne peuvent être répétés guère plus de 2 fois par seconde, tandis que cette répétition peut être portée jusqu'à 5 et 6 fois dans le même temps chez des sujets normaux.

Nous retrouvons dans ce cas les défauts de la motilité générale qui ont déjà été étudiés chez un autre sourd-muet : faiblesse des mouvements généraux, lenteur de ces mouvements. Nous y voyons en outre le défaut de stabilité. Ces troubles de la motilité générale ne peuvent pas ne pas jouer un rôle important dans la défection des mouvements articulatoires et il semble que c'est à eux que la pédagogie doit s'attaquer tout d'abord.

Le Propriétaire-Gérant :
FÉLIX ALCAN.

Coulommiers. — Imp. PAUL BRODARD.

RECHERCHES

SUR LA

FORMATION ET L'ACCROISSEMENT DE LA COQUILLE

DES MOLLUSQUES

Par R. MOYNIER DE VILLEPOIX

Licencié ès sciences naturelles, pharmacien de 1re classe,
Professeur suppléant à l'école préparatoire de médecine et de pharmacie d'Amiens,
Conservateur des Musées d'Abbeville.

PLANCHES XIX ET XX.

INTRODUCTION.

La majeure partie des recherches dont je vais exposer les résultats a été effectuée au laboratoire d'anatomie comparée du Muséum. Mon premier soin est de remercier M. le professeur Pouchet des facilités qu'il a bien voulu m'accorder et surtout de la grande libéralité dont il a fait preuve à mon égard en publiant dans ce journal ce travail que ma reconnaissance me fait un devoir de lui dédier.

J'ai reçu de son assistant, mon excellent et bien cher ami le Dr H. Beauregard, qui m'avait fortement engagé à entreprendre ces recherches, tous les conseils et les encouragements que je pouvais attendre d'une fraternelle amitié qui, commencée sur les bancs du lycée, a été pour moi, depuis de longues années, le guide le plus sûr et le plus précieux. Je le prie de recevoir ici, une fois encore, l'hommage de ma reconnaissance la plus vive et de mon profond attachement.

Les exigences de ma situation ne me permettant pas de faire au Muséum un séjour aussi prolongé que je l'eusse désiré, mes travaux ont été continués au laboratoire de micrographie dont j'ai la direction à l'École préparatoire de médecine et de pharmacie d'Amiens

où, grâce à la libéralité éclairée de M. le D[r] Lenoël et de mes collègues, j'ai pu trouver toutes les facilités de travail et toutes les ressources techniques désirables.

La situation géographique de ma résidence a été pour quelque chose dans le choix de mon sujet. J'ai pu mettre à profit le voisinage de la mer et la proximité des nombreux étangs et cours d'eau de la vallée de la Somme qui me rendaient aussi facile que fructueuse la récolte de sujets d'étude. Sous le rapport de l'abondance et de la variété des mollusques, Abbeville est, en effet, l'un des centres les mieux doués de France, et j'ai dû à cette heureuse circonstance de pouvoir, en toute saison, me procurer les animaux nécessaires à mes recherches.

M. le professeur Hallez a bien voulu m'envoyer de la station maritime du Portel, quelques animaux. Je le prie de vouloir bien agréer l'hommage de ma gratitude. Je n'aurai garde d'oublier deux de mes bons amis, MM. d'Ault du Mesnil et G. de Verton, auxquels je suis redevable de plusieurs envois, non plus que M. Barrois, professeur agrégé de la Faculté de médecine de Lille, qui m'a procuré des documents bibliographiques importants.

Mon but a été d'étudier autant qu'il me serait possible le mode de l'accroissement et de la formation du test et de ses annexes. Je ne songeai pas à suivre cette formation dans tous les genres, ni même dans les principaux d'entre eux ; une trop grande quantité d'exemples aurait risqué, d'ailleurs, d'amener la confusion. Je me suis borné à étudier quelques types choisis à dessein parmi les plus vulgaires et les plus répandus. Je ne tardai pas, du reste, à reconnaître, au cours de mon travail, que l'examen histologique, même étendu à un grand nombre d'espèces, n'était pas susceptible, à lui seul, de conduire à une solution, et je modifiai en conséquence la direction donnée à mes recherches.

La méthode expérimentale à laquelle je me suis adressé, et dont j'ai largement mis à profit les ressources, m'a fourni, comme on le verra, de précieux enseignements.

J'ai divisé mon mémoire en deux parties :

Après un exposé historique des travaux antérieurs, j'étudie la structure de la coquille et du manteau chez les Pélécypodes — Anodonte — Mytilus — Tellina — Dreissensia — Pholas — puis chez les Gastéropodes dans le genre Hélix et enfin chez les Céphalopodes (Sepia et Loligo). J'ai restreint, comme on le voit, mes recherches

à un très petit nombre de types. Dans la seconde partie, j'ai essayé d'expliquer le mode de formation et d'accroissement du test en comparant les résultats de l'observation des tissus, précédemment faite, avec les données de l'expérience. Je crois avoir réussi, grâce à l'emploi de cette méthode, à fournir sur la question quelques aperçus nouveaux.

Technique.

En dehors de l'observation directe des éléments du test, des tissus et de leurs produits, j'ai employé les méthodes usuelles de l'histologie : Les coquilles calcaires ont été observées sur des coupes pratiquées à la meule. Pour l'étude des tissus et de leurs rapports avec le test, j'ai procédé, sur des individus très jeunes ou des parties d'adultes, à la décalcification préalable, soit par l'acide chromique, soit par le liquide de Pérényi qui m'a toujours donné d'excellents résultats. J'indiquerai, dans le cours de ce travail, les méthodes employées, lorsqu'elles présenteront un intérêt suffisant. Je puis dire, d'une façon générale, que j'ai toujours procédé à l'inclusion des objets dans la paraffine ou la celloïdine. Je me suis surtout très bien trouvé de l'emploi successif des deux procédés.

Quant à la coloration, j'ai mis dans le choix des teintures un certain éclectisme. Cependant, j'ai employé le plus souvent les carmins : carmin boracique et picro-carmin de Ranvier, la teinture de cochenille et l'hématoxyline. Dans un certain nombre de cas, je me suis très bien trouvé de l'usage de l'*hématoxyline-éosine* dont la coloration double m'a souvent été fort utile, en mettant en relief des phénomènes qui auraient pu m'échapper autrement.

Les colorations ont été faites, tantôt avant l'inclusion, tantôt sur la lamelle même. J'apprécie beaucoup cette dernière méthode qui permet à la fois, et d'essayer sur la même série de préparations l'action de différents réactifs colorants, et aussi de graduer à volonté l'intensité des colorations, suivant la nature de l'objet ou le but à atteindre.

J'ai pu, grâce à l'emploi du microtome à bascule, obtenir facilement des séries de préparations très instructives sur des fragments d'animaux ou sur de très jeunes exemplaires. C'est grâce à cette méthode que j'ai pu m'éclairer complètement, par exemple, sur le mode de formation du ligament.

HISTORIQUE

L'opinion, généralement admise aujourd'hui par les naturalistes, que la coquille des mollusques est un produit de sécrétion de leurs tissus a été soutenue depuis longtemps, et bien avant que les ressources précieuses de l'histologie permissent d'étudier de près les rapports de l'animal avec son enveloppe testacée. C'est qu'en effet, le simple examen macroscopique de la coquille et de ses différentes couches, de sa forme extérieure, de ses excroissances, la comparaison des jeunes animaux avec les adultes, autorisaient l'observateur à conclure, sans preuves autrement directes, à l'intervention de la sécrétion dans la formation de l'enveloppe calcaire. C'est ainsi qu'en 1709 Réaumur (1-2) soutenait pleinement devant l'Académie des sciences cette opinion que la coquille est un produit de sécrétion. L'année suivante, l'assertion absolument contraire fut développée devant la même assemblée par Méry (3) qui, le premier, formula une théorie nouvelle d'après laquelle la coquille se formerait indépendamment des tissus sous-jacents. Cette opinion trouva, plus de cinquante ans après, un écho dans les travaux de Hérissant (5) pour qui le test est également une formation indépendante à laquelle les tissus de l'animal demeurent étrangers.

Bien que la première de ces deux opinions ait été confirmée et adoptée par la plupart des zoologues qui se sont livrés à l'étude de la question, les idées de Méry ont été, dans ces derniers temps, soutenues d'une façon très complète en Allemagne, principalement par von Nathusius Kœnigsborn (54) et O.-F. Müller (69). J'aurai occasion de revenir sur les opinions émises par ces deux auteurs, je me bornerai, pour le moment, à indiquer qu'à leur sens, le test des mollusques ou tout au moins celui des Pélécypodes (Lamellibranches) qu'ils ont spécialement étudié, serait une *matière véritablement vivante s'accroissant par intussusception.*

Bien longue est la liste (que l'on trouvera ci-après) des mémoires qui, de près ou de loin, ont trait à l'étude du test des mollusques ; fastidieuse peut-être en pourrait paraître une trop longue analyse. Je me contenterai de résumer brièvement, dans l'ordre chronologique, les plus importants d'entre eux.

Dès 1752, Swammerdam (4) constate la présence sous la peau des *Hélix* de papilles glandulaires dont il donne la description, ainsi que de glandes proéminentes sur le bord du manteau. Il décrit également la structure du derme auquel il reconnait trois couches qu'il désigne ainsi : « L'épiderme glandulaire à l'extérieur, la membrane moyenne glandulaire, et enfin la membrane interne, lisse ».

En 1840, le D[r] C. Picard, zoologue abbevillois qui fut enlevé à la science par une mort prématurée, et à la haute valeur duquel j'ai le devoir de rendre hommage, publia, dans son *Histoire des Mollusques terrestres et fluviatiles qui vivent dans le département de la Somme* (7), quelques observations accompagnées de considérations originales sur l'accroissement de la coquille. Malgré l'imperfection des moyens d'investigation dont il disposait, Picard reconnaît très nettement deux modes d'accroissement successifs, l'un

« en *élongation* », l'autre « en *épaisseur* ». Le premier résulte d'une sécrétion des bords libres du manteau, l'autre est produit à l'intérieur de la coquille, par la surface du manteau qui *dépose des couches successives sur la partie qui vient d'être formée.* Il constate que chez les Gastéropodes pulmonés, l'animal peut reformer les parties enlevées à sa coquille, et il admet que, dans l'accroissement normal, il se fait à l'intérieur du test un remaniement de celui-ci, l'animal dissolvant peu à peu les couches calcaires excédantes et reportant sur la crue récente la matière dissoute, pour en former une bouche provisoire. Sans l'affirmer positivement, Picard semble admettre que la coquille n'est point dépourvue d'une certaine vitalité, et cite à ce propos quelques expériences sur lesquelles j'aurai d'ailleurs à revenir. Il considère, dans ses conclusions, la coquille comme « *un organe véritable dont l'intégrité est, dans une certaine mesure, nécessaire à l'existence du tout* ». Dans un second mémoire (8) sur les déviations dans le genre *Unio*, le même auteur passe en revue les causes des différentes variations du test; il insiste sur la nature et la quantité des sels dissous dans l'eau, qui varient de la source à l'embouchure et changent à chaque affluent, et n'hésite pas à attribuer à ces variations une influence sur la distribution des espèces : « Ainsi, la Somme renferme, dit-il, d'Amiens jusqu'à Long, *Unio elongatula* qui disparaît à Abbeville pour faire place à *U. Crassissima* ». La température, le degré de transparence, la vitesse du courant, la constitution géologique du lit sont des facteurs sur l'importance desquels Picard ne manque pas d'appeler l'attention.

Passant à la partie « presque exclusivement explorée » (de son temps) par les naturalistes, c'est-à-dire au test, il étudie les causes de la variation de ce dernier : Il prévoit « bien que l'expérience n'ait pas été faite », que la composition du test doit varier par la quantité proportionnelle des substances calcaires et animales, que l'absence ou la présence de certaines substances en dissolution dans l'eau et la composition chimique de ce fluide doivent influer sur l'épaisseur du test, la pesanteur et le mouvement des milieux, sur sa forme. Il ne néglige pas non plus, au sujet des variations de l'épiderme, d'étudier l'influence de la composition de l'eau, de la rapidité du courant et aussi de l'action des larves d'insectes. Il signale le *rachitisme* du ligament, maladie produite par une blessure et due à l'arrêt de la sécrétion de quelques points du manteau. L'auteur termine en comparant, sur ce point, la coquille au squelette des Vertébrés (rachitisme des os) et pousse sa comparaison jusqu'à rapprocher la calcification du ligament, dans les vieilles coquilles, de l'ossification des parties tendineuses dans la vieillesse, chez les vertébrés.

A ces observations d'ordre purement zoologique succèdent bientôt des recherches plus précises : La composition minéralogique de la coquille fut étudiée avec détails par HATTCHETT qui y découvrit le phosphate de chaux; le COMTE DE BOURNON qui en reconnut la structure cristalline, en attribua la formation aux flancs de l'animal et admit que le calcaire une fois déposé n'est plus soumis qu'aux règles de la cristallisation et échappe à l'influence du mollusque.

BREWSTER, H. DE LA BÈCHE, NECKER font également de la structure cris-

talline des coquilles l'objet de leurs recherches. Le premier signale la biréfringence de la nacre, les autres reconnaissent à la substance calcaire du test une densité plus grande et une solubilité moindre que celle du spath calcaire. Rose (27) étudie plus particulièrement la couche de prismes chez *Pinna*. Il y reconnaît la présence du réseau de matière organique qui avait échappé au comte de Bournon.

Au point de vue de sa composition chimique, la coquille a été étudiée par Schmidt et Schlossberger. Ce dernier en évalue à 94 à 98 p. 100 la teneur en matières minérales calcaires, la silice, l'alumine, l'oxyde de fer et l'acide phosphorique variant dans les proportions de 1 à 2 centièmes. Suivant Kost qui a principalement porté son attention sur la partie organique, celle-ci serait identique à la chitine, mais Frémy (20) qui, vers la même époque (1855) a publié une analyse des coquilles des mollusques, a définitivement reconnu dans cette matière organique, une substance insoluble dans l'eau, l'alcool et l'éther, isomérique de l'osséine, et n'en différant que parce qu'elle ne produit pas de gélatine sous l'influence de l'eau bouillante. Il lui a donné le nom de *conchyoline*.

L'étude de la structure histologique du test a occupé un grand nombre de naturalistes qui en ont déduit des conclusions diamétralement opposées sur son mode de formation. Les uns admettent, avec Réaumur, que l'enveloppe calcaire des mollusques aussi bien que ses annexes, ligament, épiderme ou périostracum, n'est qu'un produit de sécrétion et par conséquent une matière inerte; les autres, au contraire, se rangent à la suite de Méry pour y reconnaître une matière vivante, susceptible de s'accroître d'elle-même, indépendamment des tissus qu'elle recouvre. Parmi ces auteurs, Carpenter (10) admet que les prismes de la coquille sont produits par un réseau cellulaire dont il attribue la formation à une métamorphose des cellules épithéliales du manteau. Il signale, en outre, entre les prismes, de petits canaux ramifiés auxquels Bowerbanck (11) attribue un rôle dans la nutrition de la coquille.

A partir de cette époque (1844) jusqu'à ces dernières années, la théorie de la sécrétion semble devoir régner sans partage. Meckel (15), qui étudie spécialement le système glandulaire des Invertébrés, reconnaît que la coquille est, dans le genre *Hélix*, produite par des glandes situées au bord du manteau. Semper (25) lui attribue la même origine et décrit au même endroit des glandes à pigment (Farben-drüsen) produisant la couleur de la coquille. Quant à la couche calcaire interne de celle-ci, il lui attribue pour origine un liquide sécrété par les cellules épithéliales. Pour Köllicher (26) et Hessling (30) au contraire, la coquille est une formation cuticulaire des cellules sous-jacentes. Ce dernier attribue à l'action de l'acide carbonique de l'eau la décomposition du produit de la sécrétion déposé à la surface du manteau, en conchyoline et en carbonate de chaux. Il assigne, comme origine à l'épiderme, un repli glandulaire de l'épithélium; quant à la formation des prismes des *Najades*, elle résulte, pour lui, de la production de gouttelettes d'albumine sécrétées isolément par les cellules, formant ainsi des alvéoles qui se remplissent de calcaire et sont séparées, de place en place, par des membranes continues de conchyoline. Huxley (29) voit dans la

coquille un produit « *d'excrétion* ». Selon Brown (34) la matière organique des couches de nacre est le résultat « d'un apport mécanique des cellules épithéliales ou d'une sécrétion chimique, et non une membrane existant à l'origine chez l'animal ».

Tout en attribuant à des formations cuticulaires successives de l'épithélium palléal l'accroissement du test, Keferstein (36) croit devoir lui reconnaître une certaine vitalité (Belebtheit) et le croit susceptible de se nourrir, par simple contact avec les tissus, à la façon du cartilage non vasculaire (gefasslösen). Il établit également cette différence, entre la coquille des Gastéropodes et celle des Lamellibranches, que la première est presque exclusivement produite par le bord du manteau, tandis que la seconde procède de la surface palléale tout entière.

Leydig (53) a consacré un mémoire à la coquille des Gastéropodes. Il y étudie successivement et avec beaucoup de détails, le derme, l'épithélium et la coquille des Limaciens et des Héliciens. Les glandes à mucus signalées pour la première fois par Semper sont l'objet d'une longue et minutieuse description. L'auteur remarque que ces glandes répandues, chez tous les mollusques nus, sur toute la surface du corps, manquent généralement, chez les mollusques testacés, dans toutes les régions recouvertes par la coquille. Il reconnaît qu'elles sont en connexion avec le système nerveux, et les regarde avec raison comme les sources du mucus dermique. Il signale particulièrement, parmi ces glandes, celles qui contiennent des corps fusiformes qu'il compare aux « corps bacillaires » du tégument des Annélides. Il en a également rencontré d'autres, chez *Hyalina cellaria*, desquelles il a vu sortir des filaments qu'il rapproche des nématocystes ou des filaments du byssus. Leydig considère ces diverses formations comme des cellules épithéliales hypertrophiées enfoncées dans la profondeur du derme. A propos des glandes calcaires, le savant histologiste indique que celles-ci débouchent au dehors, au travers de l'épithélium, par un fin canal. Très abondantes dans le bourrelet du bord du manteau, elles manquent également sous la coquille, ou, tout au moins, ne débouchent pas au dehors. Enfin, pour l'auteur, les glandes calcaires et les glandes à pigment sont, au point de vue de l'origine, de même nature, c'est-à-dire de nature conjonctive et ne diffèrent que par leur contenu. En tous cas, du moins chez les Pulmonés, « les cellules du tissu conjonctif ne contiennent pas de calcaire libre, mais rejettent celui-ci au dehors sous forme de sécrétion ».

A propos des cellules à pigment, Leydig remarque que leur disposition et leur abondance sont très variables, et liées jusqu'à un certain degré avec les particularités de l'habitat, et que, d'autre part, ces cellules à pigment situées dans la profondeur du derme et qui donnent à la peau une teinte plus ou moins foncée, n'ont pas de rapport avec la coloration de la coquille. Deux chapitres importants sont consacrés à l'étude détaillée de la coquille interne des Limaciens et du test des Gastéropodes indigènes, et les saillies, poils, et autres ornements extérieurs de la coquille y sont longuement décrits chez un grand nombre d'espèces. L'auteur termine la première partie de ce mémoire en insistant sur la non-participation des glandes calcaires du derme à la formation de la coquille. Il n'admet pas, comme l'avait pré-

tendu Semper, que les glandes à pigment aient part à la coloration du test. Quant à la seconde partie, elle a trait à la description purement zoologique des espèces indigènes.

Avec von Nathusius Kœnigsborn (54), 1877, nous assistons à la complète résurrection de la théorie de Méry. L'auteur étudie la coquille de la *Moule commune*, de la *Modiole*, de l'*Anodonte* dont il décrit très exactement la structure dans ses plus petits détails, ainsi que celle du type *Strombus*, chez les Gastéropodes.

Cette étude est précédée de celle de la carapace des Crustacés et des enveloppes de l'œuf de la Lamproie, de la Raie et du Buccin. Quant aux tissus de l'animal, il n'en est pas question. L'auteur déclare d'ailleurs qu'il a dû renoncer à l'étude des parties molles, « ne voulant pas se départir d'une logique qui les considère comme quelque chose de distinct des parties calcaires ».

« Wenn ohne Zweifel auch die Untersuchung der Veichtheile, — denn ich muss von vornherein mich lossagen von einer « Logik », welche diese allein als « Thier » bezeichnend, die verkalkten Theile des letzteren als etwas von ihm Differentes hinstellt, — interessantes darbieten würde, so habe ich auf diese verzichten müssen. »

Von Nath. Kœnigsborn conclut à la vitalité complète de la coquille qu'il considère comme s'accroissant par « *intussusception* » et qu'il regarde comme formée par un tissu de substance conjonctive (Bindesubstanzgewebe).

Il admet qu'en outre de l'accroissement de la coquille par le bord et sur la surface interne, il existe un accroissement par intussusception et par conséquent un développement qui appartient aux êtres organisés, et regarde comme complètement prouvé, que, du moins dans le règne animal, l'organisation et la vie peuvent exister et existent, en dehors du domaine de la cellule, dans une grande mesure.

« Dass wenigstens im Thierreiche Organisation und Leben ausserhalb des Gebietes der Zelle in reichem Masse bestehen kann und besteht, muss ich sonach als vollständig erwiesen betrachten. »

Comme on pourra le voir par la suite, c'est évidemment par une fausse interprétation des faits que cet anatomiste est arrivé à de semblables conclusions; mais il est à remarquer que ces observations sont le point de départ de longues considérations sur la biologie générale, dans lesquelles les idées en cours sur la cellule et la vie cellulaire sont vivement combattues.

Tycho Tullberg (58) reprenant en 1882 l'étude comparée de la caparace des Crustacés et de la coquille des Mollusques est amené à des conclusions toutes différentes. Ses recherches ont porté sur *Mytilus edulis*, *Modiola*, *Margarita margaritana*, *Ostrea edulis* parmi les Lamellibranches, et parmi les Gastéropodes, *Buccinum undatum*.

A l'examen très détaillé de la coquille et de ses différentes couches ou annexes, il ajoute celui du manteau et de son épithélium. Il signale, dans le repli du bord du manteau la présence d'un épithélium spécial adhérent au périostracum et reconnaît, sous le ligament, un autre tissu épithéli-

composé de cellules allongées. Quant aux insertions musculaires, elles sont, pour l'auteur, produites par des cellules épithéliales analogues aux cellules chitinogènes des Crustacés. Tullberg a rencontré chez *Margarita margaritana* un périostracum mince se développant avec plus de rapidité que les parties calcaires de la coquille et formant, par suite, des replis analogues à ceux que l'on rencontre chez les *Najades* et particulièrement chez l'*Anodonte*; reprenant ensuite l'étude de la coquille de l'huître (*Ostrea edulis*) minutieusement décrite, dans le travail de von Nath. Kœnigsborn, il y reconnaît, dans la couche externe, une formation analogue à celle des prismes des *Najades*. Quant à la couche interne, il explique la formation des cavités qu'on y rencontre par le retrait de la surface du manteau au point qui correspondra à la future cavité, et les considère comme homologues des cloisons qui se rencontrent au sommet de la coquille de certains Gastéropodes. L'auteur n'a pu retrouver chez Ostrea le périostracum réduit à une très mince membrane, qu'avait signalé Kœnigsborn. La seconde partie du mémoire est consacrée à une description détaillée de la coquille du *Buccin*, *B. undatum* et des tissus épithéliaux sous-jacents. A ce propos, l'auteur constate que l'animal use les aspérités du bord de la coquille, sans donner toutefois l'explication du phénomène qu'il attribue, soit à l'action de la trompe, soit à une sécrétion acide des glandes salivaires ou du bord du manteau. Dans la marge du manteau, se rencontrent des glandes enfoncées dans le tissu conjonctif et formées par des cellules en massue analogues à celles de la glande du byssus. A ces glandes serait dévolue la production du périostracum. Dans ses conclusions, Tullberg considère la coquille comme un produit de sécrétion des cellules du manteau, sauf aux impressions musculaires, où la formation de la substance diaphane dans laquelle pénètrent les extrémités des cellules serait identique à celles du tégument des Crustacés. Quant à la formation de l'opercule, il l'attribue également à des cellules sécrétrices. Malgré le petit nombre des espèces étudiées, il croit possible d'admettre « que les traits fondamentaux du développement de la coquille sont les mêmes chez tous les Lamellibranches et les Gastéropodes ».

C'est encore à l'Allemagne qu'il appartient de reprendre une dernière fois, en 1885, la lutte entre les deux théories de l'intussusception et de la sécrétion. Celle-ci fut soutenue par Ehrenbaum (67) pendant que presque simultanément, O.-F. Müller (69) dans sa thèse inaugurale essayait de confirmer par ses recherches sur l'*Anodonte* les assertions de von Nathusius Kœnigsborn.

Pour Ehrenbaum, qui a fait porter principalement ses recherches sur *Mytilus edulis* et les a étendues aux genres *Tellina*, *Cardium*, *Astarte*, *Scrobicularia*, *Solen*, *Corbula*, l'ensemble des parties de la coquille doit être considéré comme constitué par une véritable formation cuticulaire, c'est-à-dire comme une sécrétion cellulaire. L'auteur émet le premier, à propos de la coquille du *Cardium edule*, cette idée que « *la couche externe provient de l'interne par un processus secondaire de cristallisation ou toute autre métamorphose moléculaire* ». Ce véritable phénomène de métamorphisme serait, d'après Ehrenbaum, particulier au *Cardium* et à quelques autres espèces, et n'aurait lieu, en aucune façon, dans l'accroissement du test des *Najades*.

Après une description détaillée des coquilles chez les diverses espèces susdites, Ehrenbaum passe à l'étude du développement des différentes parties de la coquille, non sans avoir consacré quelques pages à sa composition chimique. A propos des couches calcaires, il rappelle l'hypothèse émise en 1851 par Schmidt, d'après laquelle le sang des mollusques contiendrait de l'albuminate de chaux qui serait décomposé par les cellules épithéliales en albumine libre et en albuminate basique; pendant que le premier ferait retour au sang, le second, rejeté à l'extérieur, serait dédoublé, par l'acide carbonique de l'eau, en carbonate de chaux et en albumine. Mais il avoue que nos connaissances à cet égard n'ont guère progressé, et ne parait pas disposé, malgré les expériences de Harting qu'il cite brièvement, à admettre « qu'il faille ramener le grand problème de la formation de la coquille à un simple problème mécanique ».

Il se montre beaucoup plus affirmatif au sujet de la formation du périostracum (epicuticula). Pour lui, cette formation ne résulte pas, comme l'a prétendu Tullberg, d'une métamorphose complète des cellules épithéliales en substance de la coquille, mais « doit être considérée comme une moyenne entre les formations par sécrétion habituelle, et une certaine métamorphose des cellules comme celles que présentent les ongles, cornes, etc., etc., des Vertébrés ».

Il émet, en terminant, une opinion nouvelle au sujet de l'insertion des muscles sur la coquille. Ce sont, pour lui, les extrémités mêmes des fibres musculaires qui seraient douées d'activité sécrétrice, et non les cellules épithéliales. Par suite du déplacement des muscles pendant l'accroissement de l'animal, les cavités où étaient logées les extrémités des fibres se rempliraient d'une matière calcaire supplémentaire qui donnerait à la « substance diaphane » son caractère particulier.

Limitées aux genres *Anodonte*, *Unio et Cyclas*, les recherches de O.-F. Müller sont un plaidoyer contre ce qu'il appelle, non sans quelque irrévérence, « la vieille *théorie de la sécrétion* ». On y trouve une description très détaillée de la coquille de l'*Anodonte*. L'auteur signale, dans la région dorsale du manteau, la présence de fibres musculaires reliant cette partie de l'animal aux bords du ligament.

Parmi un certain nombre d'interprétations dont nous aurons à vérifier plus loin la valeur, je tiens à signaler, dès maintenant, une grave erreur d'anatomie générale au sujet des replis si caractéristiques du périostracum des *Najades* : Müller attribue à cette membrane le pouvoir de s'accroître d'elle-même, et considère les replis comme des « excroissances du périostracum ». Enfin pour lui, les prismes de la coquille séparée de l'épithélium du manteau vivent et croissent, ce qui indique qu'il n'y a point là de formation ni de développement par apposition mais bien par intussusception, et lui permet de conclure que la coquille ne saurait être un produit de sécrétion, mais qu'elle est vivante et s'accroît comme il vient d'être dit.

En 1872, P. Harting (40) a essayé de reproduire synthétiquement les formations calcaires que l'on rencontre dans le squelette externe ou dans les tissus des invertébrés. Ses expériences extrêmement intéressantes ont

eu pour résultat de démontrer que les substances salines et notamment le carbonate de chaux à l'état naissant sont susceptibles de prendre, en présence des matières albuminoïdes, des formes cristallines spéciales et principalement la forme de sphérules dans les couches concentriques desquelles la matière organique est associée au composé minéral.

Il a donné le nom de calcosphérites à ces formes cristallines qui se retrouvent dans les jeunes formations du test des Mollusques, ainsi qu'il ressort de mes propres recherches.

Nalepa (63), qui a spécialement étudié les canaux intercellulaires signalés par Leydig dans le tissu épithélial des Mollusques, les regarde comme des moyens de communication entre les lacunes sanguines de l'animal et le milieu ambiant. Les canaux qu'il a remarqués dans l'épithélium du manteau lui paraissent être en rapport avec l'épaississement de la coquille, en ce sens que ces canaux pourraient amener au dehors les produits de sécrétion des cellules situées sous l'épithélium, et concourir ainsi, avec lui, à l'épaississement du test.

Enfin, en 1890, ont paru deux importants mémoires de Bernhard Rawitz (75) sur la marge du manteau des *Acéphales*, dans lesquels il étudie l'épithélium, les organes sensitifs et le tissu glandulaire dans les différents genres, sans toutefois s'occuper du rôle de ces tissus dans la formation du test et de ses annexes.

PREMIÈRE PARTIE

La structure de la coquille et du manteau des Lamellibranches ont été, comme on l'a vu dans le précédent chapitre, l'objet de trop nombreuses recherches, pour qu'on s'attende à les voir reprises ici en détail. Aussi bien, mon but est-il moins d'en donner une minutieuse description qui n'ajouterait que peu de choses aux connaissances acquises, que de tenter d'en expliquer le mode d'accroissement. Pour ce faire, toutefois, il me faudra nécessairement entrer dans quelques détails dont je ne saurais me dispenser. J'ai choisi comme types l'*Anodonte* et la *Moule commune* en raison surtout de la grande facilité avec laquelle je pouvais me les procurer en toute saison. Quant aux autres espèces que j'ai eu occasion d'examiner, je me contenterai d'en signaler les particularités les plus intéressantes.

I. — Anodonte (Anodonta ponderosa).

Le type *Anodonte* (A. ponderosa, anatina, etc., les caractères spécifiques sont ici d'une importance secondaire) est caractérisé, comme toutes les *Najades*, par la structure prismatique de la couche la plus externe du test. Celui-ci est formé de trois parties distinctes qui

sont, de l'extérieur à l'intérieur : le périostracum (drap marin, épiderme, épicuticule)[1] intimement lié à la suivante qui est la couche de prismes (Prismenschicht). Celle-ci est formée de prismes calcaires de section polygonale, disposés normalement à l'épiderme; immédiatement au-dessous, vient la nacre formée d'assises horizontales de matière calcaire alternant avec de minces feuillets de conchyoline. Cette dernière couche se trouve en contact avec la presque totalité de la surface du manteau. Son épaisseur va en diminuant du sommet, ou mieux de la charnière, à la marge de la coquille où elle vient mourir à quelque distance de l'extrême bord de chaque valve, laissant ainsi un espace où seule la couche de prismes est en contact avec le manteau. Dans la région dorsale, les deux valves de la coquille sont reliées l'une à l'autre par le ligament, dont la couche extérieure, formée d'une matière cornée d'un brun jaunâtre, est en continuité avec le périostracum. Le ligament affecte la forme d'une gouttière dont l'élasticité détermine l'ouverture de la coquille.

L'animal n'est solidement relié au test proprement dit, c'est-à-dire aux parties calcaires qu'en quelques points bien déterminés : par les muscles adducteurs antérieur et postérieur; par les muscles palléaux qui courent parallèlement à la marge du manteau, à quelque distance des bords de la coquille, enfin, par les muscles protracteurs et rétracteurs du pied. En dehors des muscles viscéraux, l'adhérence de la région dorsale de l'animal au ligament ou aux régions de la coquille immédiatement voisines est, comme on le verra, beaucoup moins énergique.

Le périostracum qui recouvre la surface extérieure de la couche de prismes d'une couche chitineuse transparente de couleur jaune, souvent verdâtre dans la région postérieure de la coquille, est intimement lié au manteau, dans un repli duquel il prend naissance sous la forme d'une très mince membrane, de telle sorte que, sur les flancs de l'animal, il existe une double cavité complètement close de toutes parts, limitée sur les bords par le périostracum et le ligament, et dont le plafond est formé par la coquille, le plancher, par le manteau lui-même. *A l'état normal, aucune com-*

1. Parmi les divers termes employés indifféremment pour désigner cette partie du test, j'ai choisi celui de périostracum comme le plus général et le seul qui pût s'appliquer à tous les Mollusques tant fluviatiles ou marins que terrestres, et parce qu'il est également le seul dont la signification soit la juste expression de la vérité.

munication ne saurait donc exister entre cette cavité et le milieu ambiant.

Quelle que soit la forme de la coquille, cette disposition est, dans ses traits fondamentaux, commune à presque tous les Lamellibranches, Ostracés et Pectinides exceptés.

Étudions maintenant avec un peu plus de détails ces différentes parties.

Périostracum. — Lorsqu'on examine une coquille d'*Anodonte*, on aperçoit près de la marge une série de crêtes parallèles à celle-ci, de plus en plus rapprochées, et formant au bord même de la coquille une sorte de revêtement feuilleté. En observant dans l'eau l'animal vivant, lorsqu'il entr'ouvre sa coquille, on reconnaît que cette membrane devient de plus en plus mince, transparente et incolore, dépasse le bord calcifié de la valve, et, formant avec elle un angle presque droit, vient se perdre dans un repli qui règne tout le long du bord du manteau, et que je désignerai, pour le distinguer des autres replis que forme celui-ci, sous le nom de fente marginale. A partir du point où elle commence à recouvrir la partie calcaire de la valve, cette membrane y adhère complètement et il est impossible de l'en arracher. Si l'on regarde, sous un grossissement modéré, la surface du bord de la coquille, il est facile de reconnaître que la couche de prismes calcaires intimement liée à la membrane du périostracum y débute par des formations arrondies ou irrégulières d'abord espacées puis, de plus en plus rapprochées, jusqu'à former un réseau polygonal analogue à celui des alvéoles d'un gâteau d'abeilles, quoique moins régulier.

Cette disposition est surtout visible sur une jeune coquille de 10 à 12 millimètres (Pl. XIX, fig. 1), à cause de son peu d'épaisseur et aussi parce qu'elle est en voie d'accroissement. Sous ces formations s'aperçoivent des lignes sombres *r*, *r*, *r* parallèles au bord de la valve et qui ne sont autre chose que les replis que je viens de signaler.

Des coupes à la meule pratiquées dans une coquille adulte, perpendiculairement à son bord, montrent d'une façon incomplète la disposition des replis du périostracum qu'il est difficile de conserver intact. Leur disposition est, au contraire, tout à fait nette sur des coupes transversales de la coquille décalcifiée, surtout si on a eu la précaution d'inclure d'abord la pièce dans la celloïdine. Il devient alors très facile, après imprégnation par le chloroforme et

inclusion définitive dans la paraffine, d'obtenir des coupes joignant à toute la finesse désirable la conservation intégrale des formes et des rapports de situation de toutes les parties du périostracum, soit que l'on opère sur des fragments de coquille séparés de l'animal, soit que l'on débite en série un jeune animal tout entier décalcifié au préalable.

Dans ces conditions, le périostracum apparaît comme une membrane extrêmement mince à son origine, se renforçant peu à peu par des couches successives dont les plus internes, incolores et d'aspect colloïdal, prennent la coloration des diverses teintures ; la teinture de cochenille, entre autres, colore en violet la couche la plus interne. La figure 2 (Pl. XIX) montre chez un exemplaire adulte la disposition des feuillets du périostracum. On voit que, dans cet exemple, ils débutent à quelque distance en arrière du point où débute la couche de prismes dont l'emplacement est indiqué, sur la coupe, par les sections des membranes de conchyoline qui les séparent. La forme et la disposition des feuillets ou replis sont excessivement variables : tantôt courts, tantôt allongés, ils peuvent être simples, dichotomisés ou ramifiés plusieurs fois dans tous les sens. C'est au sujet de ces formations que Müller a donné l'interprétation que j'ai déjà signalée et qu'il a été, jusqu'ici, seul à soutenir.

« J'ai pu me convaincre, dit-il, par mes coupes, que ce qu'on a pris pour des replis n'est autre chose que des excroissances en lacet du périostracum prenant des formes variables ». La raison qu'il donne de cette interprétation est précisément une preuve de l'erreur dans laquelle il est tombé. Il a vu en effet qu'au-dessous des *lacets* le périostracum se continue et s'épaissit graduellement, tandis que les « excroissances membraneuses » sont partout d'égale épaisseur : « Man sieht, wie das Periostracum unterhalb der Schlingen ruhig weiter verläuft und an Dicke allmählig zunimmt, während jene membranösen Auswüchse überall dieselbe Stärke besitzen ».

Disons de suite que ces feuillets du périostracum se retrouvent chez les *Najades*, chez *Cardium edule*, *Margarita margaritana* où il a été bien décrit par Tullberg et, en général, chez toutes les espèces où le développement du périostracum est plus rapide que celui de la partie calcaire.

L'examen attentif d'une coupe transversale de la jeune coquille décalcifiée ne laisse aucun doute sur la véritable nature de ces feuil-

lets. On y constate, et je l'ai remarqué dans toutes mes coupes, que la jeune membrane, toujours d'une grande finesse à son début, se replie sur elle-même un grand nombre de fois dès sa sortie de la fente marginale, de telle façon que les surfaces internes de la membrane se trouvent en contact. Comme ces surfaces nouvellement sécrétées sont encore molles, il en résulte leur soudure complète ou partielle. Dans la généralité des cas, la soudure n'a pas lieu au voisinage du pli, qui prend alors la forme d'un cercle parfait comme je l'ai dessiné (Pl. XIX, fig. 8), ou d'une ellipse. Ce phénomène peut se répéter un grand nombre de fois, de telle sorte que les replis donnent à la membrane, vue par sa tranche, un aspect arborescent. Je ne crois pas devoir insister sur cette formation extrêmement simple que la vue des figures 2, 3 et 8 suffit amplement à expliquer. On y remarquera qu'à certains endroits, les membranes sont séparées par des espaces triangulaires ou polygonaux (Pl. XIX, fig. 3, c, c.) (formés de la même façon que les espaces intercellulaires d'un parenchyme) et dont la présence serait tout à fait inexplicable si l'on admettait que les feuillets du périostracum sont des excroissances de cette membrane. Quant à la « continuation » du périostracum au-dessous des plis et à son « épaississement graduel » ils ne prouvent qu'une seule chose, c'est que, comme on le verra plus loin, l'épiderme est renforcé sur tout son parcours, jusqu'à la naissance de la couche de prismes, par les sécrétions de l'épithélium. Une vulgaire comparaison permet de se rendre un compte très exact de cette formation : il suffit de se rappeler la forme des replis que produit, en tombant d'une certaine hauteur, une pâte molle telle que les cuisinières la préparent pour la confection des beignets, par exemple. Le même phénomène se produit ici : le périostracum, membrane molle, flotte dans un liquide dont la densité diffère peu de la sienne. Il est produit rapidement par l'épithélium de la fente marginale et n'est fixé qu'en ce point et à la marge de la coquille. On conçoit que, suivant les mouvements du manteau qui peut s'allonger considérablement, il se replie plusieurs fois sur lui-même, surtout si l'on considère que le feuillet du manteau dont la sécrétion produit l'épaississement du périostracum est lui-même susceptible de se plisser fortement, comme on peut le voir dans la figure 4 (Pl. XIX, pér.). Sans insister plus qu'il ne convient à ce sujet, j'ajouterai que si l'auteur allemand avait remarqué que la couche la plus interne du périostracum,

d'une réfringence particulière, est bien distincte de la couche externe colorée en jaune et s'en différencie surtout par la coloration que lui donnent les teintures, il se serait évité la peine de rechercher une explication aussi étrange et en aussi complète contradiction avec les lois de l'anatomie générale.

La surface du périostracum vue d'en haut, sous un grossissement de 200 à 300 diamètres, apparaît parsemée de petites ponctuations circulaires distantes de 3 à 6 μ les unes des autres. Ces points signalés par Müller paraissent occuper l'épaisseur même de la membrane et ne communiquer avec aucune de ses faces. Cependant, dans une de mes préparations, j'ai pu constater sur la face interne de la section transversale du périostracum une sorte de petite dépression en forme de V qui pourrait être la section d'une de ces ponctuations. Peut-être, par suite de l'épaississement du périostracum, la base du V est elle fermée par la formation d'une nouvelle couche. Dans ce cas, il faudrait voir dans ces petites ponctuations dont l'origine aurait toujours lieu dans les parties les plus jeunes du périostracum, l'homologue des cavités régulières dont j'aurai occasion de parler en décrivant le périostracum de *Mytilus edulis*.

Avant d'aller plus loin, et pour éviter les répétitions, je ne crois pas inutile de passer de suite à l'examen de la surface interne du périostracum, dans la région comprise entre l'épithélium auquel il est relié et le bord calcaire de la coquille. La méthode la plus commode consiste à détacher d'un coup de ciseaux la marge de la valve d'un jeune exemplaire en deçà des muscles palléaux, à retourner sous l'eau le manteau en évitant d'arracher le jeune périostracum extrêmement délicat, et à étaler le tout sur une lamelle, la face interne en dessus.

On peut examiner de la sorte toute cette surface depuis les cellules épithéliales jusqu'au début des formations calcaires. Chez une jeune *Anodonte* de 21 millimètres de longueur on rencontre sur toute la surface interne du périostracum de petits globules jaunâtres et réfringents entourés d'une sorte d'auréole plus pâle que le reste de la membrane, qui semble à cet endroit creusée en une cupule dont le globule occupe le fond (Pl. XIX, fig. 6). Sur les parties de la préparation repliées par le hasard, de manière à présenter ces formations de profil, on voit ces globules faire une légère saillie à la surface de la membrane. La fréquence de ces productions est intimement liée à l'activité physiologique de l'animal, ainsi que

j'ai pu le constater en observant des animaux placés dans des conditions différentes. Chez des *Anodontes* conservées depuis longtemps dans l'eau de rivière, leur distribution est beaucoup moins régulière, leur nombre plus restreint que chez les exemplaires récemment enlevés à leur habitat; tandis que chez les animaux maintenus pendant plusieurs mois dans l'eau totalement dépourvue de sels de chaux les globules manquent tout à fait ou, s'il en existe encore quelques-uns, ils sont rares et disséminés tout à fait irrégulièrement.

Au voisinage de l'épithélium et, par conséquent, sur la région du périostracum la plus récemment formée, j'ai rencontré, chez les animaux conservés en captivité, des productions très intéressantes. Il s'agit de masses cristallines affectant le plus souvent la forme d'un sablier ou mieux d'une double houppe et constituées par la réunion de très petits cristaux aciculaires (Pl. XIX, fig. 9). Ces masses sont entremêlées de petites cavités circulaires jaunâtres réfringentes qui, examinées dans la lumière polarisée, demeurent brillantes, comme les cristaux eux-mêmes, après l'extinction, et qui semblent être l'origine de ces cristallisations. Celles-ci se dissolvent sans effervescence dans l'acide acétique étendu, en laissant une membrane organique qui conserve leur forme et se colore par l'hématoxyline, le picro-carmin et la teinture de cochenille. Avant l'action de l'acide acétique, les cristaux prennent la coloration du carmin d'une façon intense surtout à leurs extrêmités, ce qui semblerait indiquer qu'en cet endroit la matière organique est plus abondante ou tout au moins plus molle. La potasse et l'iode sont sans action sur ces masses cristallines. Le molybdate d'ammoniaque en solution acide les dissout sans déterminer de précipité. Enfin le réactif de Millon détermine, sous l'action de la chaleur, une coloration rouge pourpre de tout le périostracum. Mais, après la dissolution des masses minérales, la fine membrane organique qui en constitue en quelque sorte le squelette se détache sur le reste de la membrane par une coloration plus foncée. Si l'on fait passer sous la lamelle, après dissolution des cristaux par l'acide acétique, une goutte d'une solution d'oxalate d'ammoniaque, on ne tarde pas à voir se former à la surface du périostracum, dans la région occupée par les cristallisations, de microscopiques octaèdres d'oxalate de chaux. Je puis donc conclure que les masses cristallines en question sont constituées par un sel à base de chaux entouré

par une mince membrane de nature albuminoïde. J'ai dit que la présence de ces formations est générale chez les animaux conservés en captivité. Je les ai retrouvées en effet chez des animaux de tailles très diverses, depuis les plus jeunes (21 millimètres de longueur), jusqu'à l'état presque adulte (90 millimètres), toujours dans la même situation, c'est-à-dire presqu'au début de l'épiderme en regard de l'épithélium du manteau. Je ne les ai pas rencontrées chez les exemplaires d'*Anodontes* récemment pêchés. Aucun des auteurs qui se sont occupés de la question ne les ayant signalées, peut-être faut-il admettre que, chez les animaux conservés en captivité, l'accroissement du test est assez ralenti pour que les matières calcaires sécrétées se déposent sous forme de réserve en face des cellules épithéliales? J'ai constaté en effet que l'accroissement des animaux captifs est presque nul.

La couleur générale du périostracum est d'un jaune doré passant au brun dans les régions les plus épaisses, sauf dans les parties de récente formation où il est incolore. Cependant, à certains endroits de la coquille, il peut être d'un beau vert. Sur une coupe transversale d'une coquille décalcifiée passant par une des régions ainsi colorée, j'ai pu voir que la coloration verte est localisée dans la couche la plus interne du périostracum qu'elle imprègne d'une façon diffuse à la manière des teintures. Cette coloration siège toujours dans la partie postérieure de la coquille, or dans cette région le manteau est muni de papilles très pigmentées qui fournissent très vraisemblablement cette matière colorante.

Couche de prismes. — Immédiatement au-dessous du périostracum, et en adhérence complète avec lui, se rencontre la couche de prismes. Vus par leur face supérieure, ceux-ci présentent une surface irrégulièrement polygonale légèrement bombée. Les uns sont tout à fait transparents et incolores; les autres, au contraire, opaques ou grisâtres, laissent passer plus ou moins facilement la lumière, et donnent à la préparation l'aspect d'un damier irrégulier. Sur une coupe transversale à la meule, ils donnent l'impression d'une palissade formée de longs trabécules calcaires pressés les uns contre les autres. Leur disposition est loin d'être absolument régulière et on peut reconnaître, par l'examen de la figure 12 (Pl. XIX), que ces polyèdres se terminent souvent en pointe et s'engrènent obliquement les uns dans les autres surtout au voisinage du périostracum. Examinés à un plus fort grossissement, ils

apparaissent finement striés en travers, et dans un grand nombre d'entre eux (Pl. XIX, fig. 7) les espaces limités par les stries sont remplis de granulations pigmentaires brunâtres en forme de capsule. La concentration de ces granulations a toujours lieu au fond de la capsule d'où s'élèvent des traînées de globules dont l'abondance diminue peu à peu vers la partie supérieure; ce sont évidemment ces dépôts de pigment granuleux qui donnent aux prismes vus perpendiculairement à leur axe l'opacité que je viens de signaler plus haut, et comme le nombre de ces dépôts pigmentaires superposés peut varier chez les différents prismes, on conçoit qu'il en soit de même de leur opacité, et qu'ils puissent passer par toutes la gamme du gris, depuis le gris clair jusqu'au gris foncé et presque noir.

L'action des agents décalcifiants permet d'apercevoir, sur une coupe transversale, des cloisons de nature organique perpendiculaires à la surface du périostracum et en connexion intime avec lui. Ces cloisons, qui prennent la couleur des différentes teintures et principalement celles du carmin et de l'hématoxyline, sont minces et sinueuses, surtout dans les jeunes coquilles. Elles sont reliées de distance en distance par des lames de même nature, c'est-à-dire de conchyoline, marchant parallèlement à la direction de l'épiderme: Cette disposition se rencontre au bord de la coquille et surtout dans la région inférieure de la couche de prismes.

En examinant la surface interne du périostracum d'une jeune *Anodonte* de quelques centimètres de longueur, on peut rencontrer les différentes phases de la formation des prismes telles que les ont déjà décrites Müller, Tullberg, etc. Un peu en arrière des ponctuations dont j'ai déjà parlé et au point correspondant exactement à l'extrême bord de la coquille, apparaissent sur le périostracum des cavités arrondies ou irrégulièrement sinueuses (Pl. XIX, fig. 1, pr_1), à contours nets, et dont le contenu jaunâtre et fortement réfringent donne à l'œil l'impression d'une substance colloïde. À mesure qu'elles s'éloignent du bord de la coquille, ces cavités augmentent en nombre. De plus en plus serrées, elles finissent par se rapprocher jusqu'au contact. Leurs contours deviennent alors nettement polygonaux. Quant à l'aspect de leur contenu, il change aussi peu à peu : dans les cavités les plus rapprochées du bord, on ne voit qu'une matière colloïdale jaunâtre et réfringente sans aucune trace de cristallisation. Peu à peu les cavités en s'éloi-

gnant du bord, prennent un double contour plus ou moins sinueux, indice d'un commencement de séparation moléculaire qui s'accentue de plus en plus par la formation de couches concentriques. En même temps, la membrane limitante de la cavité devient de plus en plus distincte et forme des replis dirigés vers l'intérieur (Pl. XIX, fig. 1, c, c), son contenu devient granuleux. Finalement, les cavités de plus en plus rapprochées se soudent les unes aux autres de façon à constituer un réseau polygonal et nous pouvons dès maintenant admettre que nous assistons à toutes les phases de la calcification des prismes sur laquelle j'aurai d'ailleurs occasion de revenir. Ces phénomènes montrent qu'il se fait là une véritable dissociation d'un mélange ou d'une combinaison d'un sel calcaire avec une matière albuminoïde se séparant peu à peu sous la forme de membranes et constituant l'alvéole de conchyoline à l'intérieur de laquelle cristallise le calcaire. Mais l'étude de ces phénomènes ne saurait utilement venir à cette place, il convient auparavant d'étudier les autres parties du test ainsi que les tissus sous-jacents.

Couche de nacre. — La deuxième couche de la coquille ou couche de nacre diffère considérablement de la précédente. L'abondance de la conchyoline disposée en couches parallèles lui mériterait le nom de couche feuilletée. C'est en effet sous forme de feuillets très minces superposés qu'elle se présente après l'action des agents décalcifiants. Ces feuillets prennent avec énergie la coloration des diverses teintures, de telle sorte que, même sur de très jeunes coquilles où son épaisseur est très faible, elle se distingue toujours aisément après l'action des réactifs colorants. La prédominance de la conchyoline n'exclue pas la présence du carbonate de chaux en abondance dans cette couche, mais ce dernier n'y présente plus de forme cristalline apparente; il y est déposé à l'état amorphe entre les feuillets de la conchyoline et probablement même imprègne cette dernière. Aussi, sur les coupes pratiquées à la meule, la stratification de la couche de nacre n'est-elle bien visible que sous un fort grossissement et sur des coupes très minces.

L'épaisseur de cette couche n'est pas la même sur toute la surface de la coquille. Elle est toujours plus grande dans la région dorsale, diminue vers le sommet pour augmenter légèrement ensuite, et se terminer à quelque distance du bord extrême de la couche de prismes où elle est toujours très mince.

Je donne ci-dessous les rapports, exprimés en divisions du micro-

mètre oculaire, entre les épaisseurs de la couche de nacre mesurées de centimètre en centimètre, sur la coupe transversale à la meule d'une valve de 53 millimètres de largeur.

J'ai inscrit dans la deuxième colonne les chiffres exprimant l'épaisseur de la couche de prismes aux points correspondants :

Épaisseur à la charnière........................	98	0
— 3 millimètres de la charnière.......	84	6
— 13 — —	74	10
— 23 — —	63	11
— 33 — —	66	12
— 43 — —	60	16
— 53 — —	10	30

On voit que la couche de nacre suit, dans son épaississement, une marche inverse de celle des prismes. Ceci s'explique aisément si l'on admet que l'accroissement de cette dernière ne peut se faire qu'au bord de la coquille, tandis que celui de la couche de nacre, procédant de toute la surface du manteau, peut se continuer pendant toute la vie de l'animal.

Je ferai remarquer incidemment, que la plus faible épaisseur de la couche de nacre correspond à peu près exactement au sommet de courbure de la valve. Or il est évident qu'en ce point, la forme même de la coquille compense, au point de vue de la résistance mécanique, l'affaiblissement de son épaisseur.

Sur la coupe, après décalcification, d'une coquille de 1 à 2 centimètres de longueur, il est facile de constater la stratification de la nacre, et de reconnaître que le feuillet le plus interne est aussi celui qui s'avance le plus loin sur la couche de prismes. On peut donc se figurer déjà cette formation comme le résultat d'appositions successives de membranes organiques déposées par le manteau et progressant avec l'accroissement de ce dernier sur toute la périphérie. Cette disposition normale ne se rencontre pas toujours cependant.

En jetant les yeux sur la figure 7 (Pl. XIX) où j'ai représenté une partie d'une coupe transversale à la meule d'une coquille de grande taille, on peut voir que la limite entre les deux couches n'est pas une ligne continue. En certains points qui doivent correspondre à des crues successives du test, la couche de nacre semble pénétrer au travers la couche de prismes où elle se termine en s'amincissant, et quelques rangées de prismes séparent cette zone de nacre de la suivante. On reconnaît par un examen attentif de la

préparation, que chacune de ces zones est séparée de la suivante par une ligne plus claire.

Quelle est la cause de cette disposition que les auteurs allemands, à qui elle n'a point échappé, ont désignée sous le nom d'engrenage de la couche de nacre? Müller semble y voir une conséquence de l'accroissement par intussusception, sans toutefois s'expliquer clairement à cet égard. Il me semble bien inutile de recourir à de semblables spéculations. Comme on le verra plus loin, les deux couches de la coquille sont produites par deux épithéliums distincts et le manteau de l'animal fixé seulement au point d'insertion des muscles palléaux peut librement se contracter et se porter en avant ou en arrière. Il me paraît simple d'admettre que si, pour une cause quelconque, la partie du manteau qui vient de déposer une couche de nacre se déplace tant soit peu en arrière, l'extrémité de la couche récemment déposée se trouvera en regard de l'épithélium producteur des prismes. Ceux-ci pourront alors se déposer à sa surface, jusqu'à ce que le manteau ramené de nouveau en avant les recouvre d'une nouvelle formation de nacre. Je me crois d'autant plus autorisé à admettre cette explication, que j'ai vu se produire un phénomène de même ordre à la suite de blessures faites à la coquille.

J'ai pu, d'ailleurs, voir par l'examen d'une coupe transversale du bord de la coquille d'une *Anodonte* de moyenne taille (Pl. XIX, fig. 13) que les choses ne sauraient se passer autrement : on reconnaît, sur cette coupe, les zones successives de nacre réduites à une très faible épaisseur, ainsi que les prismes qui les séparent. Cette préparation est surtout instructive en ce qu'elle fait voir que ces prismes, qui présentent une striation verticale, se colorent par le picro-carmin. Ils sont donc très riches en conchyoline; et peut-être la séparation du calcaire n'était-elle pas achevée au moment où la coupe fut pratiquée; il est admissible, d'autre part, que la composition des matières qui donnent naissance à la couche de prismes peut varier à certains moments, de telle façon que ce soit tantôt le calcaire, tantôt la matière organique qui domine; c'est probablement un de ces cas que nous venons de rencontrer.

Sous quelle forme le carbonate de chaux est-il dans la nacre? La décalcification ne laisse apercevoir entre les feuillets de conchyoline aucune trace de cloisons normales à leur surface et il est difficile d'admettre qu'il s'y forme des prismes, si petits qu'ils puissent être.

Bien que les moyens dont je disposais, pour la préparation des coupes par usure, ne me permissent pas de donner à celles-ci toute la finesse possible, j'ai pu constater, sur toute l'épaisseur de la couche de nacre, une fine striation perpendiculaire à la surface des feuillets. Von Kœnigsborn signale à la surface des feuillets de la nacre une réticulation polyédrique qu'il ne croit pas liée, d'ailleurs, à la cristallisation du calcaire comme le pensait Rose. Cette réticulation qu'il a observée particulièrement chez la *Moule* est pour lui une formation organique. Je n'ai pu, pour ma part, rencontrer cette disposition à la surface de la nacre chez l'*Anodonte*. Mais je la crois de même nature que celle que j'ai pu observer à la surface d'une fine membrane recouvrant le périostracum. Il est vraisemblable que ces réticulations ne sont que les empreintes des cellules de l'épithélium sous-jacent. Von Kœnigsborn et Müller ont observé les membranes de la couche de nacre spontanément détachées de la coquille après la macération dans l'eau de savon ou dans l'alcool. Müller admet que le calcaire affecte à leur surface la forme prismatique et il a même figuré des formations analogues aux jeunes états des prismes, dont il a constaté l'existence sur ces membranes. J'ai eu souvent occasion d'examiner des membranes ainsi isolées. soit par simple dessiccation de la coquille, soit sur le vivant, et n'y ai point rencontré les formations décrites par Müller. J'ai en ce moment même sous les yeux une préparation d'une de ces membranes : le calcaire y est répandu à l'état de granulations amorphes et irrégulières et, même avec les plus forts grossissements, je n'y puis rien découvrir qui ressemble aux réticulations en question. On verra plus loin qu'il peut, dans certains cas, se former à la surface de la couche de nacre des cristaux volumineux et de formes diverses parmi lesquelles celle de sphéro-cristaux n'est pas prédominante. Mais, en général, et dans les conditions normales, le calcaire se dépose à la surface des membranes organiques de la nacre, à l'état amorphe.

Quant à la membrane détachée de la coquille, on n'y peut, après décalcification, distinguer aucune structure. C'est une très mince lamelle complètement transparente et anhiste dans laquelle il m'a été absolument impossible de déceler la moindre trace de la structure fibrillaire que lui attribue Kœnigsborn. Il est vrai qu'il n'a vu cette dernière qu'en observant après dessiccation un feuillet de nacre détaché par suite du séjour de la coquille dans l'eau de savon;

aussi l'auteur reconnaît-il que peut-être cette apparence est due à une action chimique, et que la valeur de l'observation est ainsi amoindrie. Toutefois, il compare cette membrane organisée, « *de nature fibrillaire* », aux couches qui composent la carapace des Crustacés et la considère comme devant être, par sa prolifération à la surface interne de la coquille, le coefficient essentiel de l'épaississement de celle-ci.

Que l'épaississement du test soit dû à la superposition des membranes de la nacre, cela ne fait aucun doute, mais il ne saurait venir à ma pensée de leur reconnaître la faculté de prolifération que semble leur attribuer, si je l'ai bien compris, l'auteur que je viens de citer. Il est vrai que, pour ce dernier, les coquilles des « *Cormopodes* » sont entièrement de nature organique, mais en réalité un organisme dont les éléments ne sont pas des éléments cellulaires! « Den nachweis, dass sie durchaus organisister Natur sind, und zwar Organismen, deren Grundlage nicht die Zellenform ist.... » J'ai été à même de démontrer, en pratiquant le 1er mai des ouvertures dans les valves d'*Anodontes* adultes conservées en aquarium depuis l'automne, que le printemps paraît être l'époque où se forment de nouvelles couches de nacre. J'ai rencontré, entre le manteau et la coquille, appliquée sur cette dernière mais faiblement adhérente, une très fine membrane organique parsemée à sa face interne de petites granulations calcaires qui font effervescence à l'acide acétique.

Quant à la structure fibrillaire, on conçoit difficilement comment elle pourrait exister dans de semblables membranes, Müller cependant, a figuré une disposition qu'il considère comme telle dans une coquille d'un jeune *Unio*. Je n'ai jamais rencontré cette disposition chez l'*Anodonte*. Peut-être n'est-ce qu'une apparence due à ce que la coupe rencontre des membranes ondulant à la fois dans le sens longitudinal et transversal, de telle sorte que leurs sections ne forment plus, sur la coupe, des lignes continues et parallèles entre elles.

J'ai montré que l'épaisseur de la couche de nacre varie dans les différentes parties de la coquille. Il peut arriver que ces variations soient accidentellement exagérées : ainsi, j'ai pu observer, sur la coupe transversale d'une jeune *Anodonte* en un point qui semble avoir été le siège d'une lésion du test, un épaississement considérable de la nacre (Pl. XIX, fig. 10). En cet endroit, situé à peu près

à la hauteur de l'extrémité des branchies, on voit, sous les prismes remplis de conchyoline et fortement colorés en rouge par le carmin, la nacre s'épaissir assez brusquement, pour former un bourrelet dont l'épaisseur est 3 ou 4 fois plus grande que celle de la couche normale. D'autre part, l'intensité de la coloration constatée dans les prismes se continue dans la nacre suivant une courbe qui marche vers l'extrémité antérieure de l'animal. Il semble qu'à la suite de la lésion de la coquille, lésion qui a dû se produire avant le durcissement de la couche de prismes, et à un moment où la partie lésée était encore voisine de l'extrémité de la coquille, l'épithélium palléal ait sécrété une plus grande abondance de conchyoline. Au point de contact de cette couche épaissie et de l'épithélium palléal, se rencontrent de nombreuses granulations amorphes colorées en rouge par le carmin (Pl. XIX, fig. 10, gr). La disposition des feuillets de cette partie de la couche de nacre est intéressante. Tandis que dans la partie épaissie de la couche de nacre, les membranes nettement parallèles et étroitement appliquées les unes sur les autres présentent la structure dite lamellaire, ces membranes, plus écartées vers la gauche de la figure, sont ondulées et prennent, en augmentant d'épaisseur, une coloration plus intense. Leur aspect en cet endroit rappelle celui des fibres du tissu conjonctif, mais ce n'est là qu'une apparence due à la dissociation des feuillets de la couche de nacre. Il est facile de se rendre compte, d'autre part, par la coloration plus intense de ces feuillets et leur épaisseur, que leur état d'hydratation et probablement aussi leur richesse en conchyoline sont plus grands que dans les couches voisines. Je demeure convaincu qu'on ne saurait distinguer dans la nacre deux structures différentes : elle est toujours constituée par la superposition de feuillets de conchyoline séparés par du carbonate de chaux. Mais il peut arriver que, dans certains cas, et dans certaines parties du test, les proportions de ces matériaux varient d'une façon notable. La *structure lamellaire* est alors celle dans laquelle les feuillets organiques ont leur minimum d'épaisseur, et où le dépôt calcaire est abondant. Si, au contraire, la matière organique est sécrétée plus abondamment, les feuillets de la nacre, plus épais, prennent sur la coupe cet aspect particulier qui a pu faire croire à la *structure fibrillaire*. Et, comme les membranes qui présentent cet aspect sont les plus internes et les dernières formées, il est probable que leur état de mollesse et d'hydra-

tation n'est pas étranger à ce phénomène. Si j'ai particulièrement insisté sur ces détails, c'est que pour les auteurs que je viens de citer, et en particulier von N. Kœnigsborn, l'existence d'une structure fibrillaire dans la coquille est d'une très grande importance, puisque l'auteur s'appuie sur l'existence de cette structure pour attribuer à la trame organique du test la constitution du tissu conjonctif. On ne doit pas non plus oublier que l'auteur ne s'est jamais adressé, dans ses recherches, qu'à la coquille seule.

Le ligament. — La structure du ligament de l'*Anodonte* adulte a été décrite par Müller (69). Cet auteur a indiqué la forme demi-circulaire que présente le ligament sur une section transversale, et a constaté que cet organe se compose de deux couches. L'externe, transparente, jaune, ne se colore pas aux réactifs et présente les mêmes caractères que le périostracum. L'interne, incolore, fixe facilement les teintures. Tandis que la couche externe se clive dans le sens transversal, la couche interne se fend aisément au contraire, dans la direction perpendiculaire à la surface. Elle présente, en réalité, sur une coupe suffisamment mince, des stries parallèles à ses bords en même temps qu'elle est traversée par d'autres lignes perpendiculaires à cette direction.

La dissociation de cette partie du ligament, après décalcification, ne laisse pas de doute sur sa structure fibreuse qui est surtout apparente aux bords de la gouttière où, comme on le verra, cette couche est en voie d'accroissement.

En résumé les deux couches du ligament sont bien distinctes par leur nature même, et il devient possible d'attribuer, par là même, à chacune d'elles, des origines différentes. J'ajouterai que la couche la plus externe qui présente tous les caractères de la chitine ne fait aucune effervescence avec les acides, mais qu'il n'en est pas de même de la couche interne qui est imprégnée de carbonate de chaux. Ce dernier sel n'est décelé que par l'action des acides : il imprègne la masse organique dans laquelle l'œil ne saurait le reconnaître ni sous forme de cristaux ni sous l'aspect de granulations amorphes. Sur une section longitudinale ou transversale, la couche interne du ligament possède un éclat moiré analogue à celui des tissus tendineux chez les Vertébrés.

Lorsqu'on considère une coquille d'*Anodonte* de moyenne taille dont les deux valves ont été écartées avec assez de précaution pour ne pas briser la charnière, on voit que le ligament occupe toute la

la partie dorsale, mais il est facile de reconnaître à première vue que la couche interne commence au-dessous du point antérieur de séparation des valves pour se terminer brusquement, à une distance assez grande encore de leur point de séparation postérieur.

Quant à la couche chitineuse externe, elle est continue sur toute la charnière. L'ensemble du ligament ainsi constitué, peu développé dans la partie supérieure, se retrécit jusqu'à l'apex où il est le plus étroit, pour s'élargir ensuite assez rapidement jusqu'à l'extrémité inférieure; phénomène qui n'a rien de surprenant, puisqu'il est facile de constater, par l'examen des stries d'accroissement d'une coquille, que l'accroissement est toujours beaucoup plus considérable dans la région inférieure de l'animal.

La disposition que présente le ligament, fort difficile à expliquer si l'on se borne à l'examen de coupes de cet organe effectuées au hasard sur l'adulte, devient au contraire très claire par la lecture de coupes en série d'un jeune individu.

J'ai reproduit dans les planches XIX et XX quelques-unes de ces coupes provenant d'une série de 600 coupes de 10 μ d'épaisseur pratiquées sur un jeune animal de 11 millimètres de longueur. Ces figures ont été dessinées à la chambre claire (Vérick. $\frac{0.3}{0.2}$), puis réduites environ de moitié. J'ai dû les schématiser légèrement : les coupes ayant été préparées par inclusion simple dans la paraffine, après décalcification, avaient subi quelques déplacements qui rendaient impossible leur copie fidèle; chacune des figures est en quelque sorte la synthèse de deux ou trois coupes voisines. Comme il est impossible de séparer, dans l'étude du ligament, cet organe de la région dorsale de l'animal, je dois décrire ici en même temps les tissus de cette dernière et leurs rapports avec le ligament. Ceci me permettra du reste, d'élucider, sans être obligé d'y revenir, le mode d'accroissement de cet organe.

Si nous choisissons une première coupe (Pl. XIX, fig. 23) passant par le muscle adducteur antérieur à très peu de distance du point où les deux lobes du manteau viennent de se réunir pour former la région dorsale, nous voyons que le ligament n'existe pas encore : tout ou plus, entre les deux valves de la coquille, aperçoit-on une petite masse, *mu*, de matière transparente de nature colloïdale colorée en rose pâle par le picro-carminate d'ammoniaque. La section de la suture dorsale de l'animal, dans laquelle se voient

les lumières du tube digestif, présente la forme d'un triangle très allongé, dont la base est formée par la section du muscle adducteur relié à la couche de nacre. Celle-ci, *na*, se continue, en diminuant d'épaisseur de bas en haut, jusque vers les deux tiers de chacun des côtés du triangle. Le sommet de celui-ci est largement renflé, arrondi, et son épithélium se différencie nettement de celui qui est situé en regard de la couche de nacre. Ce dernier possède tous les caractères de l'épithélium qui, sur les flancs de l'animal, recouvre toute la surface du manteau. Il est constitué par des cellules cylindriques aplaties que je décrirai plus tard. Mais, à partir du point où cesse la couche de nacre, on voit dans cette région dorsale, les cellules épithéliales augmenter rapidement de hauteur, pour atteindre, au sommet du triangle, leurs dimensions maximum (Pl. XIX, fig. 25, epd).

Leur noyau, fortement coloré par le carmin, est basilaire, il ne contient qu'un seul nucléole et occupe presque toute la partie inférieure de la cellule. Toute la partie supérieure est remplie de fines granulations jaunâtres, fortement réfringentes, qui sont surtout visibles sur les éléments de l'épithélium examiné après macération dans l'alcool au 1/3 (Pl. XIX, fig. 22). Ces cellules ne paraissent pas, dans ce cas, munies d'un plateau apparent, et les granulations qu'elles produisent s'échappent au dehors. Ces caractères sont ceux de cellules sécrétrices et particulièrement des cellules chitinogènes. J'aurai de nombreuses occasions de décrire de semblables cellules. Je puis dire, dès maintenant, que, sauf des variations de formes ou de dimensions, les éléments épithéliaux chargés de sécréter la chitine ou une matière très voisine sont toujours, comme l'a indiqué M. Houssay (64), caractérisés par leur plasma rempli de fines granulations assez abondantes, quelquefois, pour masquer complètement le noyau. Dans nombre de cas, ces éléments prennent, après la double coloration par le picro-carmin et le vert de méthyle (réactif de Balbiani), des teintes bleues ou verdâtres caractéristiques. Mais cette coloration dépend de l'état d'activité dans lequel ils se trouvent au moment de l'expérience (Houssay). Un peu plus loin, nous voyons (Pl. XIX, fig. 24) les deux valves qui n'en forment plus qu'une seule en ce point, renforcées, dans l'angle formé par leur réunion, d'une couche de matière chitineuse en forme de fer à cheval immédiatement appliquée sur la face interne de la couche de prismes. Très épaisse au sommet, cette couche diminue insensiblement sur

les bords où elle est recouverte, sur une faible partie de sa longueur, par une très mince couche de nacre que sa coloration en rouge vif par le carmin rend très visible. La couche chitineuse est jaune et d'aspect complètement identique à celui de la couche externe du ligament dont elle ne diffère en aucune façon.

Le phénomène s'accentue dans la coupe suivante (Pl. XIX, fig. 25) située à 70 μ environ plus bas que la première. On y retrouve la même disposition, mais, dans la partie supérieure, la masse de chitine est clivée dans le sens tangentiel, ce qui indique bien que cette couche est formée de dépôts successifs superposés. On voit, d'autre part, que ses deux extrémités sont enclavées entre deux couches de nacre, *na*. Il a donc fallu qu'après avoir effectué un premier dépôt, par l'épithélium chitinogène de la suture palléale, sur la face interne des prismes et en même temps sur la couche de nacre, la région dorsale du manteau ait, par suite, soit d'un mouvement en avant, soit d'une brusque diminution dans la largeur de la zone épithéliale chitinogène, amené en regard de la couche chitineuse formée, l'épithélium nacrigène qui a déposé à la surface interne de cette couche de nouveaux feuillets de nacre. Ceci nous fournit l'explication d'une disposition qui se rencontre chez l'adulte dans cette région : je veux parler de la pénétration de la couche externe du ligament au milieu des couches de nacre, pénétration que constate Müller, sans toutefois en donner l'explication, et nous acquérons en même temps la conviction que cette couche externe du ligament s'accroît par dépôts successifs. Ce phénomène se répétant un certain nombre de fois produit chez l'adulte la pénétration *en dents de peigne* de cette couche dans celles de la coquille.

Dans les coupes suivantes, à partir de l'insertion des muscles du pied, la suture palléale diminue rapidement de hauteur et ne tarde pas à se réduire à une petite pointe triangulaire où les cellules épithéliales deviennent très allongées. Le dépôt colloïde coloré en rose par le carmin devient de plus en plus abondant, la couche externe jaune n'augmente plus sensiblement d'épaisseur, et de chaque côté du ligament, la nacre prend une épaisseur considérable. Un peu plus bas, la région dorsale s'épanouit en forme de champignon et la couche jaune du ligament se double d'une couche interne colorée en rose, dont l'épaisseur va toujours en augmentant.

Ici se présente une très intéressante particularité que le hasard

m'a fait apercevoir dans cette série de coupes. Il s'agit d'une production de nature pathologique qui vient apporter un nouvel appoint à cette explication de la genèse du ligament.

Si on veut bien jeter les yeux sur la figure 26 (Pl. XIX), on ne sera pas peu surpris de voir que la couche rose (couche interne) du ligament, *li. in*, se trouve enclavée entre deux couches chitineuses, *li. ex*, de sorte que la zone externe du ligament se trouve ici être, en quelque sorte, à la fois *externe* et *interne*. Les cellules de l'épithélium sous-jacent n'ont point changé de forme : elles ont plutôt exagéré leurs dimensions et l'état granuleux de leur protoplasma. Cette disposition se continue sur un certain nombre des coupes suivantes, et j'ai pu constater qu'à quelque distance de celle que j'ai figurée, une couche rosée apparaît sous la couche jaune interne, de façon qu'on a en définitive sous les yeux deux ligaments complets emboîtés l'un dans l'autre. En examinant attentivement cette série de coupes, j'ai remarqué que le ligament est, sur chacune d'elles, brisé vers la droite de la figure, toujours au même endroit, et qu'il s'est fait, en ce point, une accumulation de matières amorphes évidemment étrangères à l'animal. Eclairé par les expériences dont j'aurai à parler longuement plus loin, je n'ai pas hésité à considérer ce phénomène comme consécutif à une lésion du ligament dont les traces se voient en *b*, sur la figure 26.

Cette anomalie paraît, d'ailleurs, beaucoup plus fréquente que je ne l'avais pensé tout d'abord : en revisant cette partie de mon travail, je dus, pour vérifier les faits exposés à cette place, pratiquer dans la région dorsale d'une *Anodonte* de 20 millimètres de longueur prise au hasard, une série de coupes de $\frac{1}{133}$ de millimètre d'épaisseur. L'animal décalcifié par le liquide chromo-nitrique de Pérényi avait été inclus en celloïdine, puis dans la paraffine. Sur cette pièce dont les rapports de situation étaient sûrement conservés par suite de l'emploi de la celloïdine, j'ai retrouvé la même disposition plus instructive encore. Ici (Pl. XX, fig. 30), il ne peut rester aucun doute sur la blessure du ligament dont la couche externe est nettement brisée sur la droite; des impuretés provenant de l'extérieur se sont fixées près de l'ouverture *fr*. La matière de la couche interne du ligament manque dans toute la région droite, soit qu'elle ait été détruite, soit qu'elle n'ait pas été déposée. Elle est remplacée par des corps sphériques à stries radiales ou en forme de

boutons doubles, dans lesquelles il est aisé de reconnaître le squelette organique de sphéro-cristaux (*cr*) identiques à ceux que j'ai toujours rencontrés, comme on le verra plus loin, dans les régions où le test a subi une réparation par suite de blessure accidentelle ou provoquée. Quant à la couche chitineuse interne, elle est rejetée sur le côté gauche (*Li. ex* 2), où son bord de droite se relie à la couche de nacre. La suture dorsale, après avoir sécrété cette deuxième couche de chitine, a donc dû se déplacer de nouveau et, s'insinuant entre le bord droit de cette formation et la coquille, la repousser vers la gauche.

Je m'étais proposé, quand j'ai établi le plan de ces recherches, d'étudier expérimentalement la réfection du ligament à la suite de blessures; on voit que le hasard m'a peut-être mieux servi que ne l'eût fait l'expérience.

On pourra se demander comment l'épithélium a pu produire, à un moment donné, une couche de matière si différente sans se modifier d'une façon sensible. Ici encore les résultats de mes recherches, que j'exposerai en détail à leur lieu et place, me permettent de proposer une explication de ce fait étrange au premier abord. J'ai constaté en effet, à différentes reprises, que, dès qu'un tissu épithélial glandulaire se trouve placé dans des conditions anormales et mis en péril par suite de l'enlèvement de la partie du test qui le recouvre, son activité est immédiatement exagérée, au point qu'il peut modifier complètement sa sécrétion dans sa nature et son abondance. Il n'y a rien d'étonnant que le même fait se soit passé ici, que j'ai pu constater et chez l'*Anodonte* et chez *Helix aspersa*, et que l'animal, pour réparer la blessure occasionnée par la destruction d'une partie du ligament, ait sécrété aux endroits dénudés une couche de chitine dure et résistante. On remarquera, du reste, à propos des divers épithéliums sécréteurs, que jamais ils ne changent brusquement de forme et de nature, mais que les cellules passent insensiblement d'une espèce à l'autre. Il n'y a rien d'étrange que ces tissus puissent se modifier suivant des besoins momentanés, ainsi que cela se voit tous les jours dans l'histologie pathologique; ce n'est, après tout, qu'une confirmation de plus de l'exactitude du principe formulé par Geoffroy-Saint-Hilaire : « La fonction crée l'organe ».

Peut-être n'est-il pas besoin d'invoquer une semblable transformation de l'épithélium : on peut admettre plus simplement un

déplacement de la région dorsale amenant en regard de la partie lésée des éléments épithéliaux différents, c'est-à-dire la région de la suture dorsale que nous avons vu produire la couche externe du ligament.

Je reviens maintenant à la structure normale de ce dernier. Il suffit de descendre de quelques millièmes de millimètres dans la série des coupes, pour en retrouver l'aspect habituel. J'ai dit tout à l'heure que les cellules épithéliales de la suture dorsale devenaient de plus en plus allongées. A cet état de l'épithélium correspond un plus grand développement de la couche interne du ligament. Les cellules qui le composent se colorent, surtout dans leur partie supérieure, par le carmin et l'hématoxyline. Sous un grossissement de 300 diamètres, le protoplasma paraît granuleux, mais ces granulations fort peu visibles n'ont pas la réfringence de celles des éléments chitinogènes. Nous avons affaire ici, bien que la forme des cellules ne change pas d'une façon appréciable, à une sécrétion différente. Sur les coupes d'un individu de 20 millimètres, les cellules en question sont caractérisées par la coloration rosée que prend leur partie distale, le noyau et la partie proximale du corps cellulaire demeurant incolores; immédiatement au-dessus du noyau est une petite masse sphérique réfringente colorée en rose qu'on pourrait prendre au premier abord pour le noyau presque invisible. Dans d'autres préparations (animal de 11 millimètres), le noyau des mêmes cellules est coloré. Ces différents aspects dépendent probablement de l'état d'activité de ces éléments cellulaires.

L'examen d'une coupe passant au niveau du cœur permettra de constater à la fois la nature et le mode d'accroissement de la couche interne : à ce niveau où la suture dorsale a repris une forme triangulaire très allongée, et où, par conséquent, cette région du manteau présente une grande surface dépourvue, sur les flancs, de toute adhérence avec le test, les cellules épithéliales semblent avoir disparu. Elles sont remplacées par des éléments d'aspect fibrillaire, très allongés, sinueux, très serrés les uns contre les autres et pourvus d'un noyau fusiforme. Sur la coupe longitudinale de cette région (Pl. XX, fig. 31) intéressant à la fois le ligament et la suture dorsale, on voit que, ainsi que l'a dit Müller, ces fibres dont il a indiqué la nature musculaire, remplacent complètement l'épithélium à cet endroit. Examinées, après dissociation, sur le vivant, elles se montrent très allongées. Leur noyau ovale contient plusieurs nucléoles

réfringents. Quant au corps même de la fibre, il est granuleux, d'apparence protoplasmique et il m'a été impossible de m'assurer s'il est pourvu d'une membrane limitante.

La nature musculaire de ces éléments me paraît devoir être admise, toutefois je n'irai pas jusqu'à en faire de véritables fibres musculaires proprement dites. Je crois plutôt qu'il y faut voir des cellules myo-épithéliales. Les extrémités très allongées de ces cellules s'enchevêtrent, comme on le voit, de chaque côté du ligament, à la couche externe duquel elles adhèrent jusqu'à se confondre avec elle, et leur réunion forme, comme on peut le voir, par les figures 27 et 31 (Pl. XX), la couche interne du ligament. Ces fibrilles qui s'épanouissent en bouquet à ce niveau ne sauraient être vues entièrement dans une coupe transversale ou longitudinale, parce qu'elles marchent de bas en haut et d'avant en arrière. Elles paraissent, comme l'a remarqué Müller, qui les a signalées le premier, se continuer dans le tissu de la région dorsale et, à leur sortie de cette région, se recourbent pour aller se souder intimement à la zone externe du ligament. Cette partie ne prend pas la coloration des teintures. Ce n'est que plus loin, et en regard des cellules épithéliales dont il a été question tout à l'heure, que la couche interne du ligament prend au carmin une teinte rosée qui se fonce de plus en plus (Pl. XX, fig. 28). Plus bas, et à quelque distance au-dessus des impressions du muscle adducteur postérieur, l'épithélium reprend sa forme primitive et la production de la couche interne du ligament est brusquement arrêtée. Les valves de la coquille sont de nouveau réunies, et l'épithélium dorsal continue d'y déposer une couche chitineuse de plus en plus mince (Pl. XX, fig. 29) qui, s'élargissant au fur et à mesure de l'accroissement de l'animal, recouvre la couche de nacre, *na*, précédemment déposée par l'épithélium des flancs.

On peut maintenant s'expliquer la formation des couches successives du ligament par les tissus que je viens de décrire, et qui, par suite du développement du Mollusque, viennent successivement recouvrir les mêmes parties. Les cellules chitinogènes forment la zone externe de la gouttière ligamentaire, contre les bords de laquelle viennent s'accoler les extrémités des fibrilles myo-épithéliales, première ébauche de la zone interne. Celles-ci ne tardent pas à être englobées dans la masse sécrétée par l'épithélium qui vient ensuite, et dont la sécrétion achève la zone interne du ligament.

On retrouve, dans toutes les parties de cette couche la trace effacée, mais toujours perceptible, des fibrilles myo-épithéliales, surtout au voisinage de la couche externe. La présence et le rôle de ces fibrilles auxquelles je puis donner le nom de fibrilles de Müller ne laissent pas d'être intéressants. Ces éléments paraissent avoir pour rôle principal de préparer la formation de la couche interne du ligament dont la nature se rapproche ainsi tout à fait de celle des tissus tendineux auxquels son aspect nacré m'avait déjà permis de la comparer. Peut-être ont-ils comme fonctions accessoires de maintenir l'adhérence de la région dorsale avec le ligament et par suite d'assurer la régularité du dépôt sécrété par cette région.

Quant au rôle de l'épithélium qui leur fait suite, il est évidemment de sécréter la matière organique dont les couches concentriques forment la zone interne de cet organe. Le produit de sa sécrétion doit contenir une certaine quantité de carbonate de chaux, puisque ce corps est répandu à l'état diffus dans la masse. La présence des cristaux que j'ai signalés tout à l'heure prouve qu'il en est ainsi, et que si, pour une cause quelconque, les proportions de la matière organique ou du calcaire sécrétés viennent à varier, le calcaire peut apparaître sous une forme cristalline.

Bien que l'épithélium glandulaire soit de même aspect en face de la couche externe et de la couche interne du ligament, on ne saurait, après ce qui vient d'être dit, considérer celles-ci comme de même nature. Il faut donc admettre qu'il se fait, dans l'épithélium adjacent à la face interne une modification fonctionnelle qui ne se traduit plus morphologiquement, mais qui est révélée par la nature du produit sécrété, la coloration qu'il prend avec les teintures, et confirmée par la présence du calcaire dans ce produit.

De ce qui précède il est permis de conclure que *chez l'Anodonte, le ligament est, dans toutes ses parties, sécrété par les tissus de l'animal dont il suit le développement et l'accroissement*, et qu'on ne saurait arguer de la présence des fibrilles de Müller, comme l'a fait cet auteur, pour nier le rôle de la sécrétion dans la production du ligament.

La région marginale du manteau. — Chacun des lobes du manteau de l'*Anodonte* et de tous les Lamellibranches en général est constitué par une lame de tissu conjonctif limité par de l'épithélium et parcouru par des muscles et des éléments nerveux. On y rencontre également des cavités sanguines et des cellules glandulaires

closes qui ont été décrites dans plusieurs genres par B. Rawitz (75). Dans sa région marginale, chacun des lobes du manteau se replie en un bourrelet sur les bords duquel on constate l'existence d'un certain nombre de sillons ou sinus longitudinaux qui le suivent dans toute sa longueur.

Ces replis sont, chez l'*Anodonte*, au nombre de deux principaux. L'un, peu profond, divise en deux lèvres le feuillet du lobe palléal qu'on peut appeler feuillet interne pour le distinguer de celui qui est en contact direct avec la coquille. Ce feuillet est séparé du premier par un second sillon beaucoup plus profond, le seul qui présente de l'intérêt pour nous, et auquel je donnerai le nom de *sillon palléal*. Afin d'éviter la confusion dans la dénomination de ces différentes parties, et uniquement pour donner plus de concision et de clarté à cette description, je désignerai le feuillet interne sous la dénomination de *feuillet branchial* puisque c'est de ce côté que les branchies se rattachent au manteau; quant au feuillet externe, je lui réserverai à cause de ses rapports avec le test le nom de *feuillet conchylien*. Chacune des faces de ces deux feuillets portera le nom de face interne ou externe suivant qu'elle regardera l'animal ou la coquille.

L'épithélium qui recouvre la surface interne du feuillet branchial est composé d'éléments ciliés dont les noyaux se colorent toujours moins énergiquement sous l'action des diverses teintures, que ceux des cellules épithéliales du feuillet conchylien. Ces éléments commencent à changer de forme à partir de l'extrémité de la face externe du feuillet branchial qui constitue l'une des deux lèvres du sillon palléal. C'est au fond de ce repli, dont la profondeur est considérable, que prend naissance le périostracum sous forme d'une membrane anhiste d'une extrême ténuité. Sur une coupe du lobe palléal d'une *Anodonte* adulte ou d'un jeune exemplaire de 10 à 12 millimètres, on suit facilement la genèse de cette membrane. Elle prend, comme je viens de le dire, naissance au fond du sillon palléal (Pl. XIX, fig. 4). En ce point, l'épithélium de chacune des lèvres du repli est tout à fait distinct et caractérisé. Celui de la face externe du lobe branchial est constitué par des cellules cylindriques aussi hautes que larges dont le noyau volumineux est arrondi ou légèrement elliptique (fig. 4, Pl. XIX, *Ep. f. br*). L'épithélium de la face interne du feuillet conchylien est, au contraire, formé par des cellules très allongées, *Ep. fco*. Les premières mesurent de 10 à 12 μ de

hauteur. Les secondes qui n'ont que 3 à 4 μ de largeur atteignent jusqu'à 50 μ de hauteur. Je dois dire de suite que toute la région épithéliale du feuillet conchylien à partir du fond du sillon se colore toujours avec toutes les teintures, et principalement les carmins, la cochenille et l'hématoxyline, beaucoup plus énergiquement que l'épithélium du feuillet branchial.

Sur les cellules du fond de la lèvre externe de ce dernier, on voit l'épiderme prendre naissance sous la forme d'une membrane, *per*, qui se présente sur la coupe comme une ligne réfringente tellement mince au début, qu'il est impossible de préciser quel est exactement son point de départ; cette membrane demeure accolée à l'épithélium jusqu'à l'extrémité du sillon. Elle est au contraire toujours indépendante de l'épithélium de la face interne du feuillet conchylien. Si j'avais pu concevoir quelque doute sur la production de la membrane par les cellules courtes dont je viens de parler, il eût été levé par l'examen de coupes transversales du bourrelet palléal d'un exemplaire adulte dans lequel j'ai pu constater la présence, dans le corps cellulaire et particulièrement dans la région distale de l'épithélium, de granulations jaunâtres ayant exactement la même réfringence et les mêmes caractères optiques que le périostracum. J'ajouterai que le noyau des cellules en question coloré par le carmin ou l'hématoxyline est toujours granuleux.

Examinons maintenant les éléments de l'épithélium qui tapisse la face interne du feuillet conchylien, c'est surtout sur des coupes pratiquées dans le lobe palléal d'un adulte que l'on peut reconnaître leur nature et déterminer leur rôle. Très élevées, comme je l'ai déjà dit, ces cellules possèdent un noyau basal granuleux, qui, dans certains cas (Pl. XIX, fig. 4, *n*) peut s'allonger considérablement. Les cellules pressées les unes contre les autres présentent à première vue, l'aspect caractéristique d'un épithélium glandulaire. Leur protoplasma est rempli de fines granulations incolores, surtout à l'extrémité distale de la cellule. Sur quelques coupes de la même région colorées par l'hématoxyline, les cellules ont l'aspect que j'ai représenté (Pl. XIX, fig. 5). On voit qu'elles n'adhèrent entre elles que par leurs extrémités. Cette disposition fréquente dans les épithéliums qui recouvrent un tissu contractile et susceptible de modifier sa forme, paraît une indication de la facilité que doivent avoir ces éléments d'atteindre un état de turgescence considérable, conséquence, d'ailleurs, de leurs fonctions sécrétrices. L'examen de la

coupe que j'ai dessinée (Pl. XIX, fig 4.) contribue à expliquer la formation des replis du périostracum dont il a été parlé plus haut : on y reconnaît, en effet, que la membrane du périostracum est peu à peu renforcée par le produit de la sécrétion des cellules granuleuses de l'éphitélium sous-jacent dont elle épouse les sinuosités, de sorte qu'à un moment donné, les surfaces internes (fig. 4, per), du périostracum se trouvant en contact se soudent entre elles (fig. 4, s). L'épithélium continuant à déverser en ce point le produit de sa sécrétion, une seconde couche de matière organique se dépose sur le pli ainsi formé. J'ai eu maintes fois l'occasion d'observer dans des coupes du périostracum cette couche interne dont l'état de mollesse et de récente formation est décelé par la coloration qu'elle prend par l'hématoxyline, le vert de méthyle, le carmin, la teinture de cochenille, etc. Enfin, entre cette couche et l'épithélium lui-même, il arrive fréquemment de rencontrer des amas de matière organique sécrétée, fortement granuleuse, colorée en rose par le carmin et en violet par l'hématoxyline (*m*, fig. 4).

On verra plus loin que j'ai reconnu chez *Pholas crispata* les mêmes caractères du périostracum rendus plus nets encore par la double coloration à l'hématoxyline-éosine.

Müller tire l'un de ses arguments contre la sécrétion de la coquille de ce qu'il a appelé « clivage du périostracum ». D'après lui, le périostracum, dont il a constaté l'épaississement progressif, forme vers le milieu de son trajet, entre le manteau et la coquille, une sorte de renflement à partir duquel il se clive en deux membranes dont l'une recouvre la coquille, pendant que l'autre va s'accoler, à sa surface interne, contre la couche des prismes. Il résulte de cette disposition, pour l'auteur que je viens de citer, que l'extrémité de la coquille se trouve ainsi renfermée dans une cavité close et que l'épithélium palléal isolé, par cette lame de périostracum, des parties calcaires, ne saurait efficacement contribuer à l'accroissement de celui-ci. Cette disposition est, dit encore Müller, limitée à la partie médiane de la coquille et ne se rencontre plus dans les régions antérieure et postérieure. Il semble que cette seule constatation doit enlever à l'argument toute sa valeur, car si le phénomène n'est pas constant dans toutes les parties de l'animal, il ne saurait avoir l'importance qu'on lui attribue. Je me suis convaincu, par l'examen d'une série de coupes pratiquées sur un jeune exemplaire de 11 millimètres, que ce qui a été pris pour un « clivage » du périostracum

n'est autre chose que la membrane de renforcement dont je viens de parler. Dans les figures 32 et 33 (Pl. XX), j'ai représenté la coupe transversale de la marge de la coquille, vers la partie médiane de l'animal. On peut se convaincre par l'examen de ces figures, que, vers le milieu du périostracum, entre le test et le manteau, la couche interne, *mo*, molle et colorée en rose par le carmin, se sépare de la membrane épidermique, et va rejoindre la face interne du test sur laquelle elle s'accole. Au point de séparation, il se fait bien, comme l'a indiqué Müller, une sorte d'épaississement, *ep*, mais on voit que cet épaississement est le résultat de la superposition de plusieurs membranes très fines de même nature. On voit dans la figure 32 deux autres formations semblables reliant le périostracum et la coquille. On se rend aisément compte que la formation de ces membranes est due au retrait en arrière du feuillet conchylien du manteau qui, n'étant plus sans doute, à un moment donné, en contact avec l'épiderme par sa face interne et avec la coquille par sa face externe, n'a pas pu y accoler le produit de sa sécrétion.

Les cellules épithéliales qui limitent la face externe du feuillet conchylien ne diffèrent pas sensiblement de celles de la face interne. Elles sont, comme celles-ci, très allongées, munies d'un noyau basal ovalaire, et pourvues d'un plasma granuleux. Leur noyau se colore vivement par les teintures. Ces cellules atteignent leur maximum de hauteur à quelque distance de l'extrémité du feuillet conchylien. Comme celles de la face interne, elles sont susceptibles d'une grande turgescence, et, dans certains cas, n'adhèrent entre elles que par leurs extrémités. Sur la coupe d'un jeune exemplaire où le regard peut embrasser une plus grande partie du tissu dans le champ du microscope, on voit que cet épithélium recouvre le feuillet conchylien sur une longueur approximativement égale à celle de la couche de prismes comprise entre la tranche de la coquille et le début des couches de nacre. A peu près en regard de ce point, l'épithélium se modifie et passe à une forme nouvelle qui est celle de toute la surface du reste du manteau jusqu'à la région dorsale. Ce tissu est constitué par des cellules beaucoup plus larges que les précédentes et beaucoup moins hautes; leurs dimensions sont à peu près les suivantes : 20 μ environ de hauteur sur 12 à 13 μ de largeur (Pl. XX, fig. 36). Leur noyau ovale, presque rond, est granuleux; il est situé vers le milieu de la cellule et souvent au voisinage de la paroi latérale qui est très mince. Le protoplasma,

à peu près incolore dans la partie proximale de la cellule, est au contraire finement granuleux dans sa région distale, et s'y colore en rose très clair par le carmin. La paroi libre de ces cellules n'est pas mince et à peine visible comme dans les cellules de l'épithélium précédemment étudié, elle est, au contraire, épaisse, et donne à l'œil la sensation d'une ligne fortement réfringente limitant l'épithélium. Vu par sa surface après coloration par le carmin ou imprégnation à l'argent, cet épithélium présente l'aspect représenté dans la figure 17 (pl. XIX). — Ces cellules sont polygonales. On voit en *o*, une ouverture circulaire au milieu des cellules épithéliales. C'est celle d'une grosse vésicule analogue à celles que Tullberg a signalées et décrites dans l'épithélium des flancs de la *Moule commune*. Pas plus que cet auteur, au mémoire duquel je renverrai à ce sujet, je n'ai pu me convaincre si ces vésicules ont un rôle dans la production du test.

Ce qui précède permet déjà d'attribuer à chacun de ces épithéliums une fonction distincte dans la formation de la coquille. La genèse du périostracum par les cellules de la face externe du feuillet branchial a été démontrée, ainsi que son renforcement par l'épithélium de la face interne du feuillet conchylien. Il reste à expliquer la genèse de la couche de prismes et des couches de la nacre. Pour ces dernières, elles ne sauraient procéder que de la sécrétion des cellules de l'épithélium des flancs. Cette hypothèse se trouvera complètement vérifiée par l'exposition que je me réserve de faire, dans la deuxième partie de ce mémoire, de mes recherches expérimentales. Il ne reste plus qu'un tissu auquel on puisse attribuer la formation des prismes, c'est l'épithélium de la face externe du feuillet conchylien.

En jetant les yeux sur la figure 35 (Pl. XX) qui représente une coupe du lobe palléal et de la coquille d'une *Anodonte* de 10 millimètres, dans la celloïdine, et dont toutes les parties ont conservé leurs rapports, on voit, en regard des cellules épithéliales de la face externe du feuillet conchylien, entre celui-ci et la couche de prismes en formation, une masse amorphe colorée par l'hématoxyline en violet gris, et présentant à sa face interne des cavités qui ne sauraient être que l'empreinte des cellules sous-jacentes. Cette masse est vraisemblablement le produit de la sécrétion de ces cellules, destiné à fournir aux prismes de la coquille les éléments de leur accroissement.

Je me crois donc en droit d'attribuer, dès maintenant, à l'épithé-

lium dont il s'agit le principal rôle dans la formation de la couche de prismes. Mais il ne faut pas oublier que la forme et les propriétés des cellules des deux faces du feuillet conchylien sont à peu près identiques, et que, d'autre part, l'épiderme et la couche de prismes sont intimement liés l'un à l'autre. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point après avoir passé en revue les différents types de Lamellibranches sur lesquels ont porté mes recherches.

II

Mytilus edulis.

Structure de la coquille. — Les *Mytilides* diffèrent sur quelques points des *Najades*, principalement par la disposition du périostracum ainsi que par la forme du ligament. Bien que la structure de la coquille ait été étudiée par von Nathusius Kœnigsborn et que Tullberg ait donné une assez complète description des tissus épithéliaux, je crois utile d'exposer quelques particularités de ce type intéressant.

Périostracum. — Le périostracum, chez la *Moule commune*, est à l'encontre de celui des *Najades*, fort épais et résistant. Il recouvre toute la coquille, mais, chez les animaux âgés, il est usé au *nates* et, souvent même, sur la majeure partie des valves. Il prend naissance, comme celui de l'*Anodonte*, dans un sillon du manteau dont la disposition est homologue de celle que présente cette dernière espèce. Mais ici, dès son début, le périostracum, d'abord très mince, se renforce immédiatement et prend une épaisseur considérable. On y distingue aisément trois couches, dont l'extérieure, qui est la plus dure, est colorée en jaune brun. La couche moyenne est creusée d'une ligne de cavités à peu près régulières, disposées perpendiculairement à la surface. Quant à la couche interne, incolore et transparente, elle se teint énergiquement sous l'action des réactifs colorants. La teinte est toujours plus foncée vers le bord interne; cette propriété indique que cette couche, de formation récente, se laisse plus facilement pénétrer par les agents colorants. On trouvera la représentation de cette structure dans la figure 50 (Pl. XX). La longueur des cavités de l'épiderme est chez l'adulte d'environ le 1/3 de l'épaisseur de celui-ci. La couche interne est remarquable par les stries qui la parcourent obliquement. On dis-

tingue également, disséminées dans toutes les couches du périostracum, des granulations pigmentaires. Vu par sa surface supérieure, le périostracum montre une réticulation polyédrique (fig. 51, Pl. XX), qui pourrait faire croire à une structure cellulaire, et qui n'est autre chose que la vue de surface des cavités dont la coupe transversale révèle l'existence et la disposition. Nous verrons tout à l'heure quelle est l'origine de ces différentes couches, ainsi que des cavités du périostracum.

Coquille. — Immédiatement au-dessous du périostracum et accolée à sa surface interne se rencontre la première couche de la coquille, homologue de la couche de prismes des *Najades,* mais d'une disposition un peu différente. Cette couche colorée en bleu ou violet, à sa partie supérieure et dans les zones d'accroissement du test, par un pigment diffus, a reçu des auteurs allemands le nom de couche bleue (Blaue Schicht). Les prismes qui la composent (Pl. XXII, fig. 104) sont extrêmement fins, aciculaires; leur disposition n'est plus normale, mais oblique à la surface du périostracum avec laquelle ils forment un angle d'environ 45°. Je renverrai pour les détails de structure de cette couche aux descriptions de T. Tullberg et de von Nath. Kœnigsborn. Je tiens seulement à constater qu'après la décalcification, la trame de conchyoline de cette couche calcaire diffère considérablement de celle des *Najades* : tandis que chez ces dernières le calcaire, très abondant, ne laisse, après l'action des acides, que les minces membranes très espacées des prismes, la coquille décalcifiée de la *Moule* montre, au contraire, un tissu très serré de conchyoline constitué par les fines enveloppes des aiguilles calcaires qui se colorent par les teintures et sont tellement rapprochées, que, sous un faible grossissement, elles offrent l'apparence d'une surface continue. On voit que, dans la coquille de la *Moule*, la matière organique est en plus grande abondance que chez les *Najades* où c'est au contraire le calcaire qui domine.

La « couche blanche », homologue de la nacre des *Najades*, recouvre toute la surface interne de la coquille, sauf ses bords. Elle débute à quelque distance de ceux-ci, et son épaisseur va en augmentant jusqu'à la charnière. Elle a la même constitution que la nacre, et, sur les coupes de coquilles décalcifiées, se présente sous la forme de membranes de conchyoline superposées qui se colorent énergiquement par le carmin et l'hématoxyline.

Ligament et région dorsale. — Tullberg et N. Kœnigsborn ont

également étudié la structure et la disposition du ligament chez la *Moule* adulte. Tullberg, notamment, a donné des figures très exactes de coupes pratiquées à différentes hauteurs. Il a montré que le ligament qui, chez la *Moule*, est intérieur, c'est-à-dire situé entre les valves de la coquille toujours très épaisses dans la région dorsale, a la forme d'un fer de hache et est constitué par deux couches distinctes. L'une externe, reliée de chaque côté au périostracum avec lequel elle fait corps, présente la même structure que ce dernier, et ne se colore pas par les réactifs, le vert de méthyle excepté; la seconde, interne, qui possède une structure à la fois fibreuse et lamellaire, ainsi que le dénotent les stries radiales et tangentielles qui la sillonnent, fixe avec intensité le carmin, l'hématoxyline et la cochenille.

Cette couche, mince aux extrémités antérieures et postérieures du ligament, atteint vers son milieu son maximum d'épaisseur. De chaque côté du ligament, et formant, dans une coupe transversale, un triangle entre celui-ci et la coquille, on remarque (fig. 44-45, pl. XX) une formation très intéressante par sa nature et par son développement. Cette substance calcaire, blanchâtre, se voit très nettement, lorsqu'on examine une coquille ouverte, à droite et à gauche du ligament qu'elle accompagne dans presque toute sa longueur. Elle est irrégulièrement creusée, de place en place, de cavités dont les contours sont eux-mêmes peu réguliers, et constituée par des sortes de colonnettes calcaires qui, après décalcification, prennent l'aspect de fibrilles sinueuses marchant parallèlement aux côtés du triangle. Je suis obligé de renvoyer, pour la structure de ces différentes parties chez l'adulte, aux figures très exactes de von N. Kœnigsborn et de Tullberg. Cette substance à laquelle je conserverai le nom de bourrelets de la charnière ou du ligament (Schlossbandvall, Schalenbandvall) que lui donnent ces auteurs, avait été décrite pour la première fois par von Kœnigsborn qui la croyait spéciale à la *Moule*; elle a été retrouvée depuis par Ern. Ehrenbaum (67) chez *Cyprina islandica* Lin., *Astarte borealis* Chemn., *Tellina*, etc., etc.

Tullberg a remarqué que les cavités, qui pénètrent plus ou moins profondément dans cette substance, peuvent être quelquefois, dans la partie où le ligament atteint sa plus grande largeur, recouvertes par une nouvelle couche de substance calcaire. J'ai constaté, pour ma part, que ces cavités ne sont pas toujours normales à la surface

du bourrelet, mais pénètrent obliquement, de bas en haut dans sa masse, ce qui peut, dans une coupe du bourrelet non adhérent aux tissus de l'animal, produire l'aspect qu'a signalé Tullberg. Je ne mets point d'ailleurs son assertion en doute; il n'est pas impossible, en effet, que par suite de l'accroissement des tissus, une nouvelle sécrétion se produise qui bouche les ouvertures par une couche de matière calcaire.

Lorsqu'on veut étudier les rapports du ligament et des bourrelets de la charnière avec les tissus de la région dorsale, on éprouve de grandes difficultés : d'abord, la décalcification amène forcément quelques déplacements, et, souvent, des bulles gazeuzes, en se logeant entre les parties dures et les tissus sous-jacents, compriment ou détruisent ces derniers. Il est, d'autre part, fort difficile d'obtenir des coupes minces dans lesquelles ces divers éléments conservent leurs rapports respectifs, tant à cause de la dureté du ligament, que de la délicatesse de l'épithélium qu'il recouvre.

L'inclusion dans la celloïdine est tout indiquée pour obvier à ces inconvénients, mais elle ne suffit pas encore, car la finesse des coupes en celloïdine a, comme on le sait, une limite qui ne dépasse pas $\frac{1}{100}$ de millimètre, or les éléments épithéliaux de cette région sont tellement fins, qu'une coupe de cette épaisseur n'est pas suffisamment claire. J'ai évité une partie de ces inconvénients par l'inclusion préalable de l'animal décalcifié par le liquide de Pérényi, dans la celloïdine. Celle-ci étant coagulée par le chloroforme, je détachais la région à observer et j'obtenais un petit cube facile à orienter que j'imprégnais de paraffine.

L'inclusion définitive dans ce milieu me permettait d'obtenir à l'aide du microtome à bascule des coupes dont la finesse atteignait 1/200 à 1/250 de millimètre d'épaisseur.

C'est ainsi que j'ai pu débiter en série un jeune animal de 11 millimètres de longueur fixé à l'acide osmique. Bien que ce fixateur entrave les colorations, celles-ci ont été cependant suffisantes, sans avoir l'intensité qu'on est habitué à rencontrer dans les coupes de pièces fixées au sublimé, pour permettre d'observer avec fruit tous les détails.

En se reportant aux figures 44 et 45 (Pl. XX) qui représentent sous deux grossissements différents l'ensemble de la région dorsale sur la moitié droite de l'animal, et la coupe du bourrelet au niveau d'une

des cavités, on peut se rendre compte de la manière dont ces formations sont produites. Laissons momentanément de côté le ligament pour ne nous occuper que du bourrelet : il est constitué par des fibres sinueuses de conchyoline dont la marche est, comme je l'ai déjà dit, parallèle aux côtés du triangle formé par la section transversale du bourrelet. Ces fibres prennent une teinte rosée au picrocarmin et se colorent en violet pâle par l'hématoxyline. Elles sont adhérentes aux cellules épithéliales sous-jacentes, et il serait difficile d'assigner une exacte limite de séparation entre elles et les extrémités de ces cellules, si la zone immédiatement supérieure à ces extrémités ne fixait plus fortement la matière colorante, formant ainsi un étroit ruban rouge vif ou violet foncé qui court sur toute la région distale de l'épithélium (fig. 44, *r*).

On voit, en outre, dans la figure 45, que, dans l'épaisseur même du bourrelet, il persiste un certain nombre de rubans $zz'z''$ semblables, plus espacés vers l'extérieur, plus serrés vers le ligament. Ces zones marquent évidemment les étapes successives de l'accroissement de cette région. Leur plus grand écartement vers la droite de la figure indique que leur accroissement est toujours plus considérable de ce côté. Ce que je viens de dire ne laisse aucun doute sur le rôle des cellules sous-jacentes dans la formation de ce bourrelet. Ces cellules examinées, après dissociation dans l'alcool faible ou le liquide acéto-chromique de Bernard (79), sont très allongées, à contours souvent mal définis. Leur noyau est ovale et pourvu de deux nucléoles à chacun de ses pôles (fig. 47, Pl. XX). Il est situé dans le tiers inférieur de la cellule, dont le protoplasma est rempli de granulations très abondantes, surtout dans la partie distale. Les dimensions de ces cellules, variables suivant les régions, sont en longueur de 35 à 50 μ, et de 8 à 10 μ en largeur à l'extrémité distale. Quant à l'extrémité proximale, elle est le plus souvent effilée ou beaucoup moins large. Parmi les cellules dissociées que j'ai examinées à diverses reprises, j'en ai rencontré quelques-unes pourvues de deux noyaux superposés (fig. 53, Pl. XX). La grande longueur de ces éléments m'autorise à les considérer comme faisant partie de cette région et non de la région sous-ligamentaire, dans laquelle Tullberg signale des cellules possédant jusqu'à trois noyaux superposés, mais n'atteignant jamais cette taille. La figure 47 montre qu'en réalité l'extrémité des cellules se continue, sans interruption, dans la substance même du bourrelet dont elle forme les fibrilles.

La partie la plus sombre est évidemment la couche de récente formation plus hydratée; aussi fixe-t-elle plus énergiquement les teintures. Ici se présente une difficulté que je n'ai pu résoudre : est-ce l'extrémité même de la cellule qui se transforme en la substance du bourrelet, comme cela se passe dans la genèse des dents, et faut-il voir dans les fibrilles l'analogue des prolongements hyalins des cellules de la dentine (odontoblastes de Valdeyer)? ou bien la masse sécrétée constituée par les granulations qui remplissent le corps cellulaire est-elle émise au dehors, sous forme de traînées multiples, à travers les ouvertures du plateau de la cellule? Toutes les cellules que j'ai observées après dissociation m'ont souvent paru surmontées d'un petit prolongement semblant constitué par des bâtonnets granuleux, mais sans plateau distinct, et je n'ai pu obtenir une image suffisamment nette pour me prononcer. Il paraît, toutefois, plus vraisemblable que ce soient les extrémités mêmes des cellules qui fournissent la matière organo-calcaire du bourrelet.

Quant aux cavités signalées par Tullberg et dont il n'a pas élucidé la formation, leur genèse s'explique d'elle-même par l'examen de la figure 45 (Pl. XX). On voit qu'aux endroits correspondant aux cavités les cellules épithéliales prennent un développement considérable en longueur, en même temps qu'elles se couchent obliquement pour se relever en gerbe et former ainsi un renflement sur lequel se moule la cavité. Dans la série de coupes où j'ai pu observer cette intéressante formation, l'extrémité distale de ces cellules est tranchée par le rasoir, ce qui montre qu'elles suivent une marche oblique par rapport au plan de la figure, et par suite à l'axe du bourrelet, de telle sorte que la partie supérieure de la cavité paraît vide. On y remarque toutefois des amas de granulations amorphes. Celles-ci proviennent peut-être des cellules détachées par le retrait en arrière de l'épithélium, mais je n'ai pu le vérifier.

De chaque côté du bourrelet, l'épithélium passe à deux formes différentes dont les fonctions sont également bien distinctes : d'un côté, vers la gauche, aux cellules de l'épithélium sous-ligamentaire; de l'autre, à l'épithélium *nacrigène* dont il sera question plus loin. Le premier est formé par un amas de cellules relativement courtes, un peu rétrécies vers leur tiers inférieur (fig. 46, Pl. XX). Leur noyau ovale n'occupe pas la base de la cellule, mais sa partie médiane; il est très souvent double, quelquefois triple. Tullberg

leur a donné une disposition plus régulière que celle que j'ai pu constater dans mes préparations. Un protoplasma finement granuleux occupe toute la partie supérieure de la cellule qui prend la coloration violet pâle de l'hématoxyline ou la teinte rosée du picro-carmin. Toutes ces cellules sont de la même hauteur et forment sur toute la gouttière dorsale un ruban dont la face supérieure est en contact immédiat, mais sans adhérence aussi complète avec la couche interne du ligament que les cellules précédentes avec le bourrelet. Toutefois, lorsqu'on détache la région dorsale d'un animal non décalcifié conservé dans l'alcool, l'épithélium reste généralement accolé à la surface ligamentaire, ce qui indique une certaine adhérence entre ces deux parties.

Lorsqu'on pratique, sur un animal inclus dans la celloïdine, une coupe un peu épaisse et oblique, de façon que le regard puisse embrasser à la fois la section transversale et une petite fraction de la surface interne du ligament, on voit que le bord interne de cet organe est limité par une ligne sinueuse et l'on remarque à sa surface une sorte de *moutonnage* produit par la vue en perspective de petites élévations dont les sinuosités sont la coupe transversale oblique. Cette disposition est en quelque sorte le moulage de l'épithélium et la ligne claire indique au bord même de la section du ligament une différence de densité ou d'hydratation. La partie interne du ligament serait donc le produit de la sécrétion des plateaux cellulaires dont les dépôts successifs formeraient les couches concentriques du ligament; quant aux stries qu'on y remarque perpendiculairement à ces zones d'accroissement, elles ne seraient que le lieu géométrique des impressions des cloisons verticales des cellules sous-jacentes.

Le mode de formation de cette couche interne du ligament dans laquelle on constate, par l'action des acides, la présence du calcaire répandu à l'état diffus dans sa masse, pourrait être rapproché de celui de la carapace des Crustacés.

Tullberg dit avoir constaté, entre les cellules de l'épithélium sous-ligamentaire, quelques traces de cellules glandulaires. J'ai remarqué, dans toute la région dorsale antérieure d'une *Moule* adulte débitée en série dans la paraffine et colorée au picro-carmin et au bleu de méthylène, la présence, entre les cellules de l'épithélium sous-ligatire, aussi bien qu'entre les cellules sous-jacentes aux bourrelets, de glandes assez volumineuses, allongées, fortement colorées en

violet, et contenant des granulations très foncées, d'un violet noir, dont quelques-unes débouchent au dehors *gl* (fig. 48, Pl. XX). Je n'ai rencontré ces glandes uni-cellulaires que jusqu'au niveau du muscle adducteur antérieur, au delà de ce point elles disparaissent complètement. Je ne saurais dire si ces éléments jouent un rôle particulier dans la formation du test. Leur présence n'étant pas constante dans toute la région dorsale, il est difficile d'être fixé à cet égard. Peut-être sont-ils simplement chargés de fournir du pigment à certaines parties du ligament dans lequel on rencontre, en effet, des régions fortement pigmentées.

La formation du ligament est analogue, chez la *Moule*, à celle que j'ai décrite chez l'*Anodonte*, en ce sens que la couche externe, de même nature que le périostracum, est toujours produite la première. Puis, les progrès de l'accroissement amènent en contact avec cette couche un épithélium différent qui commence à sécréter la couche interne. Celle-ci va s'épaississant jusque vers le milieu de la région dorsale où elle atteint son maximum, pour décroître ensuite jusqu'à l'extrémité.

Lorsqu'on examine les tissus de la région dorsale d'une *Moule*, on voit que toute la partie correspondant à la couche interne du ligament forme une gouttière le long des bords de laquelle on peut apercevoir, à la loupe, l'épithélium sous-jacent aux bourrelets de la charnière. Cette gouttière, de moins en moins profonde, se termine un peu au-dessus du point où commence la division du manteau en deux lobes. L'espace compris entre le début des lobes palléaux et le point terminal de la gouttière dorsale est rempli par une élévation triangulaire de l'épithélium dont le rôle est des plus importants dans la formation du ligament. Pour étudier cette dernière, il suffit d'examiner une série de coupes pratiquées dans un animal de 11 millimètres en commençant par la partie inférieure.

Immédiatement après le début de la suture dorsale, on voit que celle-ci est bilobée et pourvue d'un épithélium glandulaire dont les cellules allongées, granuleuses, sont munies d'un noyau basal. Cet épithélium chitinogène dépose à la surface du périostracum légèrement replié en son milieu (fig. 40, Pl. XX) des couches successives de matière chitineuse dont les plus externes et par conséquent les plus molles se colorent à l'hématoxyline.

Un peu plus haut (fig. 41, Pl. XX), l'épithélium augmente de dimensions : ses cellules plus grandes, plus serrées, forment un

véritable feutrage. Leurs extrémités sont appliquées sur le bourrelet chitineux d'une part, sur la coquille de l'autre. La coloration intense que prennent les extrémités des cellules en *a* et en *a'* montre qu'en ces points leur activité sécrétrice est à son maximum. A quelques millièmes de millimètres de ce point, commence la première ébauche du ligament. On y voit les cellules allongées déposer sur la coquille deux lamelles de matière organique colorées par l'hématoxyline, qui formeront les deux limites latérales de la zone interne du ligament (fig. 42, *li. in*); peu à peu, on voit, dans les coupes suivantes, le V formé par ces deux lamelles se remplir peu à peu jusqu'à ce que le ligament ait atteint sa forme définitive. Mais là ne s'arrête pas le phénomène. On voit en effet, dans la figure 43 (Pl. XX), qu'immédiatement au-dessous de l'extrémité des branches du V ligamentaire, les cellules épithéliales, *cb*, s'incurvant vers les deux valves de la coquille, déposent à la surface interne de chacune d'elles une couche mince de substance, *s*, qui, sur mes préparations, se colore par l'hématoxyline en violet intense. Cette formation n'est autre chose que le début des bourrelets du ligament. Ainsi s'explique la genèse de cet organe par la superposition de sécrétions successives des tissus épithéliaux de la région dorsale.

Région marginale du manteau. — Genèse du périostracum. — La région marginale du manteau est construite, chez les *Mytilides*, sur le même plan que celle des *Najades*. Le renflement du tissu conjonctif qui constitue le bourrelet de chacun des lobes palléaux est divisé en deux feuillets principaux par un profond sillon, le sillon palléal, au fond duquel s'insère le périostracum. Les faces externe et interne de chacun de ces feuillets sont recouvertes par des épithéliums de structure et de fonction différentes. Des cellules cylindriques ciliées revêtent la face interne du feuillet branchial qui forme, avant d'arriver au sillon palléal, plusieurs replis sans importance pour le sujet qui nous occupe. Quant à la partie de la face externe du feuillet branchial en contact immédiat avec le périostracum, elle ne présente, dans certaines régions, aucune trace de tissu épithélial. Le périostracum adhère à une couche de fibres musculaires qui parcourent longitudinalement le bourrelet palléal et s'épanouissent en éventail à son extrémité. En certains points même, le périostracum semble n'être que la continuation de ces fibres musculaires avec lesquelles il est en complète connexion au fond du sillon; mais ce n'est là qu'une apparence, ainsi que l'a cons-

taté B. Rawitz (75) : « Hier liegen die Müskel der Epicuticula, namentlich im distalen abschnitt der Lamelle, so dicht an dass es fast den Anschein hat, als ob die Müskeln an der Bildung der Epicuticula sich beteiligen. »

En dehors de ces points, la face externe du périostracum est en contact avec un épithélium à cellules cylindriques aplaties dont les noyaux sont fortement colorés par les teintures. Tullberg dit avoir constaté, à la surface de ces éléments, une striation analogue à celle des cellules chitinogènes de la carapace des Crustacés. Ehrenbaum (67) nie le fait. Pour ma part, je n'ai pu davantage observer la moindre striation à la surface de ces cellules. Et cependant ces éléments se présentent très nettement, sur les coupes transversales du manteau, surtout au fond du sillon palléal, où il est facile de constater que ce sont eux qui donnent naissance au périostracum. Là, en effet, on voit une membrane extrêmement fine étroitement appliquée sur la paroi distale des cellules, et augmentant peu à peu d'épaisseur. Sa réfringence considérable permet de la distinguer facilement, sans qu'il soit possible, toutefois, avec les plus forts grossissements, de déterminer le point exact de son origine. Cependant, les cellules en question ne dépassent pas le fond du sillon, et on peut voir par les figures 80 et 81, pl. XXI, qu'elles sont brusquement remplacées, par une zone de cellules épithéliales différentes dont j'indiquerai le rôle tout à l'heure. Sur quelques préparations, les sections des cloisons latérales des cellules en question présentent la même réfringence que la membrane du périostracum, au point qu'on pourrait penser qu'il se fait là une cuticularisation véritable.

L'origine première de l'épiderme est dans la zone épithéliale externe du feuillet branchial et surtout la région de cette zone située au fond du sillon palléal, dont les cellules produisent la couche externe de la membrane originelle du périostracum. Tullberg émet la même opinion, tout en avouant n'avoir vu que très imparfaitement cette mince couche du périostracum qu'il ne mentionne, dit-il, qu'avec incertitude. Je l'ai, pour ma part, toujours facilement aperçue sur toutes mes préparations. Sans entrer dans de plus grands détails, je puis conclure des faits que je viens d'exposer, que le périostracum prend naissance au fond du sillon palléal où il est le résultat de la cuticularisation des cellules épithéliales.

En examinant le périostracum de *Mytilus edulis* dans sa région

la plus jeune, c'est-à-dire la plus voisine du fond du sillon palléal, on reconnaît que sa surface externe en contact avec le feuillet branchial est sillonnée par des stries très fines disposées obliquement au bord libre de la membrane. Ces stries me paraissent devoir être considérées comme les empreintes de la couche épithéliale (fig. 1). En faisant varier la vis micrométrique, on constate que la face opposée, en contact avec le feuillet conchylien, se recouvre d'une matière transparente réfringente, formant une réticulation très irrégulière dont les mailles se resserrent de plus en plus, jusqu'à former, à quelque distance de la marge de la membrane, un véritable réseau irrégulièrement polygonal, fig. 1 et 56, pl. XX. Nous assistons au début des couches internes du périos-

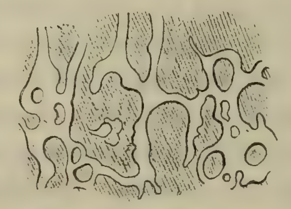


Fig. 1. — *Mytilus edulis*, jeune membrane du périostracum.

tracum et l'aspect que nous avons sous les yeux fait pressentir que cette formation est le résultat d'une sécrétion proprement dite émanant de l'épithélium sous-jacent. Avant de passer à l'étude de ce tissu, il convient de mentionner encore une disposition particulière au jeune périostracum et que je n'ai pu constater que sur des lambeaux obtenus par arrachement, et dans la région tout à fait postérieure de l'animal. Je veux parler de sortes de trabécules de matière organique (fig. 56, pl. XX, tr), faisant corps avec la substance même du périostracum. Ces trabécules, dont on ne peut constater l'existence sur les coupes, occupent le bord libre très mince de la membrane auquel ils donnent en cet endroit un aspect lacinié (fig. 2). Sur la membrane étalée à plat (fig. 56, pl. XX), on en reconnaît d'autres à quelque distance en arrière du bord, qui sont comme plantés sur la face interne du périostracum et sur une ligne parallèle à son bord. Quelle est l'origine et la signification de ces trabécules? Je ne saurais être fixé à cet égard, n'ayant point rencontré ces formations dans les séries de coupes que j'ai étudiées. Je crois cependant qu'il est permis, sans trop s'avancer, de les considérer comme des productions de même nature que le reste de la mem-

brane, dues probablement à une disposition particulière, à un plissement des tissus résultant de la courbure du bourrelet palléal dans cette région.

Quant aux formations réticulées dont il vient d'être question, elles nous éclairent complètement sur la nature des cavités que j'ai signalées dans l'épaisseur du périostracum. Le dépôt de matière organique (conchyoline) qui forme cette couche est irrégulièrement sécrété par l'épithélium adjacent après toutefois qu'une légère couche continue a été sécrétée sur un petit espace à partir du bord, fig. 56, pl. XX. Puis, l'épithélium continue sa sécrétion d'une façon régulière et dépose une couche épaisse de matière organique qui

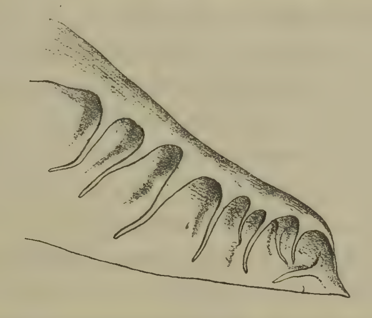


Fig. 2. — *Mytilus edulis*, trabécules du bord libre du jeune périostracum.

ferme les cavités et détermine la formation de la couche la plus interne du périostracum. Il suffit de jeter les yeux sur la coupe transversale du bourrelet palléal d'un exemplaire de *Mytilus* adulte, pour reconnaître qu'on ne peut nier à l'épithélium de la face interne du feuillet conchylien les fonctions que je viens de lui attribuer, à priori, d'après l'aspect du périostracum.

Cet épithélium dont les éléments sont considérablement allongés se colore toujours énergiquement et dans toutes ses parties par les teintures. L'intensité de cette coloration est assez vive pour qu'à première vue, et sous les grossissements les plus modérés, cette zone tranche fortement sur tout le reste de la coupe.

Les dimensions de ces cellules épithéliales sont très grandes. Elles forment une couche de 60 μ de hauteur. Cette couche glandulaire paraît débuter brusquement dans le fond du sillon palléal où ses éléments succèdent aux cellules courtes à noyaux volumineux qui sécrètent la couche externe du périostracum. Les cellules qui la constituent, presque toutes d'égale longueur à leur

début, ne forment pas, comme c'est le cas pour les épithéliums simples, une couche régulière, mais elles s'enchevêtrent plus ou moins les unes dans les autres, de façon que leurs noyaux occupent des hauteurs différentes. Le contenu de ces cellules, granuleux surtout dans la région distale, se teint fortement par les réactifs colorants. Le noyau ovale muni d'un nucléole assez volumineux et fortement réfringent, ne prend au carmin qu'une teinte rose pâle et se borde d'une ligne rouge fort nette, il ne contient pas de granulations. Il diffère essentiellement, par ces caractères, de celui des cellules du fond du sillon palléal qui est toujours granuleux et vivement coloré par les teintures. J'ai dit tout à l'heure que cet épithélium succède brusquement au premier, c'est en effet l'impression qui résulte de l'examen de la plupart des préparations de cette région. Toutefois, en observant plus attentivement, on voit qu'il y a là, comme toujours en pareil cas, un passage graduel d'une forme à l'autre. Seulement, comme en cet endroit les éléments cellulaires prennent des directions obliques, la coupe ne passe pas exactement par l'axe des cellules, ce qui détermine cet aspect d'un changement brusque dans la nature des éléments épithéliaux (fig. 80 et 81, pl. XXI).

La même figure confirme l'explication que j'ai déjà donnée de la genèse des cavités du périostracum. Celles-ci débutent toujours par la formation, au bord interne de la section transversale, d'un petit enfoncement à peine visible qui s'agrandit progressivement jusqu'à une taille maxima déterminée. A ce moment, les cellules épithéliales dont les extrémités libres avaient sécrété par couches successives les parois de ces cavités, ainsi qu'on le voit à la figure 80, produisent une sécrétion continue. Les couches superposées de celle-ci achèvent l'épaississement du périostracum et la formation de la troisième couche ou couche interne de cette membrane. Dans un grand nombre de préparations, j'ai vu que l'intérieur des cavités les plus jeunes se colore toujours par le carmin, l'hématoxyline et le vert de méthyle. D'autre part, entre l'épithélium et la dernière couche du périostracum, j'ai souvent rencontré des masses amorphes colorées par les mêmes réactifs. Il n'y a aucun doute que le périostracum ne soit, dans la majeure partie de son épaisseur, le résultat d'appositions successives du produit de sécrétion des cellules de l'épithélium adjacent. Je ferai remarquer en passant que, dans ses traits généraux, cette formation est comparable à celle de la

radule des Gastéropodes telle que l'a décrite Richard Rossler (68), et que ces faits joints à ce que nous savons déjà des parties analogues, telles que le ligament des Lamellibranches, permettent d'attribuer aux productions du même ordre, c'est-à-dire de nature chitineuse, un processus qui paraît devoir être sensiblement le même dans tout l'embranchement des Mollusques.

L'épithélium glandulaire qui détermine ainsi le brusque épaississement du périostracum se continue jusqu'à l'extrémité du feuillet conchylien qu'il contourne entièrement. A partir d'un point voisin de cette extrémité et situé sur la face externe, à peu près en regard de la couche calcaire de la coquille, les cellules épithéliales passent à une forme différente : leur hauteur diminue graduellement. Leurs noyaux beaucoup moins allongés occupent la région basale de la cellule et forment sur la coupe une ligne régulière. Le plasma de la région distale, granuleux, fixe les teintures plus vivement que le reste de la cellule dont la paroi externe est plus nettement limitée que celle des précédentes (fig. 74, pl. XXI). Dans certaines préparations, j'ai trouvé à la surface de cet épithélium une bande de matière amorphe colorée par les réactifs, qui ne peut être autre chose qu'une masse de mucus, sécrétion de ces cellules (m, fig. 74). En remontant toujours plus loin du bord de la coquille, on voit cet épithélium passer insensiblement à une nouvelle forme. Celle-ci est caractérisée par la complète transparence du corps cellulaire, la sinuosité des parois latérales qui sont comme plissées et la situation médiane du noyau beaucoup moins allongé, presque arrondi. Cet épithélium dont la membrane distale est absolument nette et distincte, est situé en face de la couche blanche de la coquille, c'est l'épithélium nacrigène (fig. 49, pl. XX) qui ne diffère pas sensiblement, sauf pour les dimensions, de celui que j'ai décrit chez l'*Anodonte*. Il est donc bien établi qu'ici encore, on trouve en regard de chacune des formations du test des formes épithéliales parfaitement distinctes et de fonctions différentes : l'épaississement du périostracum est dévolu aux cellules glandulaires de la face interne et de l'extrémité même du feuillet conchylien, c'est-à-dire de sa tranche, et j'ai constaté par l'examen de nombreuses préparations que c'est en regard de celle-ci, c'est-à-dire dans sa courbure, que le périostracum atteint sa plus grande épaisseur.

Quant aux prismes aciculaires de la couche externe qui débutent à très peu de distance de la courbure du périostracum et for-

ment avec sa surface un angle d'environ 45°, on ne saurait attribuer leur production à d'autre partie de l'épithélium qu'à celle qui fait immédiatement suite aux cellules allongées précédemment décrites. Mais la nature du phénomène n'est plus tout à fait la même, en ce sens qu'il ne s'agit plus d'une simple apposition, mais que les produits sécrétés doivent subir, en dehors des tissus, des modifications moléculaires ultérieures qui amènent la formation des prismes. Ce fait, que j'avance ici prématurément, résulte d'observations dont il sera question plus loin. Quant à la sécrétion de la couche blanche équivalente à la couche de nacre des *Najades*, je n'en pourrais rien dire qui ne soit la répétition de ce que j'ai déjà exposé au sujet de ces dernières.

Avant de terminer cette étude déjà longue du manteau de *Mytilus*, je ne puis oublier de signaler la présence, dans l'épaisseur du bourrelet palléal, au milieu du tissu conjonctif, de glandes internes tout à fait caractérisées par leurs réactions aux liquides colorants. Je me contenterai de mentionner ces glandes qui existent, chez les *Najades* comme chez les *Mytilides*, sous l'épithélium du feuillet branchial, pour deux raisons : la première est qu'elles ont été décrites et figurées avec détail par Bernhard Rawitz (75) aux descriptions duquel je n'ai rien à ajouter; la seconde est qu'elles n'ont aucun rapport, direct tout au moins, avec le test, et qu'on n'en rencontre aucune ni dans le feuillet conchylien, ni dans la lame conjonctive du manteau recouverte par l'épithélium nacrigène. Ce fait est à rapprocher de celui que j'aurai bientôt à rapporter au sujet des Gastéropodes pulmonés terrestres, chez lesquels les glandes calcaires décrites par Leydig ne se trouvent que dans la région du collier palléal extérieur à la coquille, et ne jouent aucun rôle, comme je l'ai déjà démontré ailleurs (80) dans la production de cette dernière. Je dois ajouter toutefois, que, dans les différents essais que j'ai faits, et sur lesquels je reviendrai, pour caractériser par des réactions spéciales, la localisation du calcaire dans les tissus, j'ai toujours reconnu que ces glandes se colorent vivement à l'hématoxyline et prennent avec la teinture de cochenille une teinte bleue violacée indice de leur alcalinité, tandis qu'au contraire, j'ai toujours eu à constater la coloration en rouge orangé, par le même réactif, des éléments épithéliaux adjacents au test.

Ce fait, qui paraît démontrer l'acidité des sécrétions de l'épithélium en regard de la coquille, peut devenir, dans la recherche du

mode de formation de cette dernière, d'une importance considérable.

Enfin, il n'est pas moins intéressant de remarquer, je le répète, que les parties de l'animal qui ont pour fonctions de présider à la genèse du test sont toujours, nous aurons encore l'occasion de le constater, des éléments épithéliaux et jamais des glandes internes.

(*A suivre.*)

Explication des Planches XIX et XX.

N. B. — Les lettres suivantes sont les mêmes pour toutes les figures : *Per*, Périostracum. — *Pri*, Couche de prismes. — *Na*, Couches de nacre. — *Ep. na*, Epithélium nacrigène. — *Li. in*, Couche interne du ligament. — *Li. ex*, Couche externe du ligament. — *Co*, Tissu conjonctif. — *M*, Muscle. — *M. ad*, Muscle adducteur. — *Pig*, Pigment. — *F. br*, Feuillet branchial. — *Fco*, Feuillet conchylien.

Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire, l'épaisseur des coupes est en général de $\frac{1}{133}$ à $\frac{1}{200}$ de millimètre.

Planche XIX.

Fig. 1. — Région marginale d'une valve de *jeune anodonte* de 10 à 12 millimètres, vue par sa face externe (la flèche indique la direction du bord de la valve). *pr'*, début des prismes calcaires. pr^2, prismes. *c,c*, cloisons de conchyoline. *r,r'*, replis du périostracum. Gross. Vérick $\frac{O1}{o2}$.

Fig. 2. — *Anodonte adulte*. Coupe transversale du périostracum dans la région marginale. *pr*, prismes; *r,r*, replis du périostracum; *m*, début du périostracum. Gross. Vérick $\frac{O1}{o2}$.

Fig. 3. — Région *ab* de la coupe précédente plus fortement grossie pour montrer la soudure des replis du périostracum. *c,c*, cavités résultant de la soudure imparfaite des replis; *ma*, dépôt de matières amorphes à la surface du périostracum. Gross. Vérick $\frac{O4}{o6}$.

Fig. 4. — *Anodonte adulte*. Coupe transversale du bourrelet palléal montrant l'origine du périostracum dans le sinus palléal et son épaississement par la sécrétion des cellules épithéliales de la face interne du feuillet conchylien. Gross. Vérick $\frac{O1}{o6}$.

Fig. 5. — *Anodonte*. Cellules épithéliales de la face interne du feuillet conchylien. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 6. — *Anodonte*. Globules de la surface interne du périostracum d'un jeune exemplaire de 21 millimètres de longueur, vus de face et de profil. Gross. Vérick $\frac{O4}{o6}$.

Fig. 7. — *Anodonte*. Coupe transversale par usure d'une coquille adulte montrant l'*engrénage* des couches de nacre et de prismes (la flèche indique la direction du bord de la coquille). Gross. Vérick $\frac{O3}{o2}$.

Fig. 8. — *Anodonte.* Coupe transversale de l'extrémité de l'un des replis du périostracum. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 9. — *Anodonte.* Cristaux situés à la face interne de la région la plus récemment formée du périostracum, en regard de l'épithélium palléal, chez un jeune exemplaire de 35 millimètres de longueur. Gross. Vérick $\frac{O3}{o2}$.

Fig. 10. — *Anodonte.* Coupe transversale de la région marginale d'un jeune exemplaire, à la hauteur de l'extrémité de la branchie. Epaississement anormal de la couche de nacre; *pal*, manteau; *gr*, granulations amorphes; *l*, lésion de la couche de prismes. Gross. Vérick $\frac{O1}{o2}$.

Fig. 11. — *Anodonte.* Formation d'une membrane organique chez un exemplaire maintenu pendant quatorze mois dans l'eau privée de chaux, grandeur naturelle; *fi*, face interne du test (nacre); *li*, plaque de liège recouverte par la membrane *mn*; *sc*, traits de scie dans la coquille; *n*, fragments de nacre détachés de la coquille et englobés par la membrane.

Fig. 12. — *Anodonte adulte.* Coupe par usure du bord de la coquille avec les couches de prismes superposées (zones d'accroissement); 1, 2, 3, 4, crues successives du test; *mo*, membrane organique limitant la couche la plus récente. Gross. Vérick $\frac{O1}{o0}$.

Fig. 13. — *Anodonte.* Coupe (après décalcification) du bord de la coquille d'un exemplaire de taille moyenne montrant l'engrenage des couches de nacre et de prismes, l'abondance de la conchyoline *cc* dans les prismes adjacents à la nacre, et la structure feuilletée de celle-ci. Gross. Vérick $\frac{O1}{o2}$.

Fig. 14. — *Anodonte.* Cellules phagocytaires sous-jacentes à la membrane du périostracum reformé, après blessure de la marge de la coquille, chez un exemplaire maintenu pendant neuf mois dans l'eau privée de chaux. *per*, membrane interne du périostracum colorée en violet par l'hématoxyline. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 15. — *Anodonte.* Aspect de la surface du manteau quelques heures après l'ablation d'une partie de la valve; les parties blanches de la figure *a*,*a*, sont des amas de leucocytes phagocytaires; *o*, déchirure du manteau (grand. naturelle).

Fig. 16. — *Anodonte.* Membrane reformée par une anodonte ayant séjourné sept mois dans l'eau de rivière; *coq*, coquille; *mn*, membrane; *gr*, granulations calcaires; *ci*, masse de cire à modeler dans laquelle était enchâssée une plaque de verre pendant la durée de l'expérience (grand. naturelle).

Fig. 17. — *Anodonte.* Epithélium nacrigène de l'anodonte, imprégnation à l'argent. *n*, noyaux; *o*, ouverture d'une vésicule intercellulaire. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 18. — *Anodonte.* Epithélium nacrigène modifié par suite de la sécrétion d'une couche de réparation, coupe transv. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 19. — *Anodonte.* Cristaux rhomboédriques et radiés de carbonate de chaux observés à la surface d'une membrane de réfection de la nacre après huit mois de séjour dans un cours d'eau. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 20. — *Anodonte.* Cristallisations lenticulaires à la face externe de la même membrane. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 21. — *Anodonte.* Coupe transversale, après décalcification, de la valve

et du manteau d'un exemplaire de taille moyenne; *pal*, manteau; la flèche indique la direction du bord de la coquille. Gross. Vérick $\frac{O3}{o2}$.

Fig. 22. — *Anodonte.* Cellules de l'épithélium de la région dorsale en regard du ligament (voir fig. 29). Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 23, 24, 25, 26. — *Anodonte.* Coupes transversales en série dans la région dorsale d'un exemplaire de 12 à 15 millimètres, montrant la genèse des deux couches du ligament. Inclusion en celloïdine et en paraffine; *cœ*, cœur; *i*, intestin; *my*, fibrilles de Müller; *mu*, mucus concret coloré en rose par le carmin; les autres lettres comme sur les figures précédentes.

Planche XX.

Fig. 27, 28, 29. — *Anodonte.* Suite de la série précédente. Mêmes lettres.

Fig. 30. — *Anodonte.* Coupe transversale de la région dorsale et du ligament d'un exemplaire de 20 millimètres. Inclusion en celloïdine et paraffine. Sécrétion d'une couche chitineuse en deçà du ligament à la suite d'une fracture de la couche externe *fr*; *cr*, cristaux; $li.\ ex_2$, couche chitineuse secondaire; *my*, empreinte des cellules myo-épithéliales. Gross. Vérick $\frac{O3}{o2}$.

Fig. 31. — *Anodonte.* Coupe longitudinale du ligament en adhérence avec la région dorsale (formation de la couche interne du ligament). *Ep. d.*, épithel. dorsal; *my*, fibrilles de Müller.

Fig. 32. — *Anodonte.* Coupe transversale après décalcification d'un très jeune exemplaire, montrant les replis du périostracum et les membranes organiques *mo*, sécrétées par le feuillet conchylien. Gross. Vérick $\frac{O4}{o2}$.

Fig. 33. — *Anodonte.* Région *ab* de la coupe précédente plus grossie. Gross. Vérick $\frac{O4}{o6}$.

Fig. 34. — *Anodonte.* Coupe transversale de l'épithélium nacrigène quelque temps après l'ablation de la partie sus-jacente du test; *mo*, membranes organiques. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 35. — *Anodonte.* Coupe transversale, après décalcification, de la région marginale d'un exemplaire de 10 millimètres de longueur. Inclusion en celloïdine. Sécrétion d'une couche amorphe *cc* portant l'empreinte des cellules épithéliales. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 36. — *Anodonte.* Coupe transversale de l'épithélium nacrigène normal. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 37. — *Anodonte.* Coupe transversale, après décalcification, du bord de la valve d'un exemplaire de taille moyenne; *ca*, cavités des prismes; *mo*, membrane de conchyoline colorée en rose par le carmin. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 38. — *Anodonte.* Coupe transversale d'une valve d'un exemplaire de 15 millimètres. Crue irrégulière de la couche de prismes due à l'interposition de matières étrangères *a*.

Fig. 39. — *Anodonte.* Eléments figurés du mucus palléal.

Fig. 40 à 44. — *Mytilus edulis.* Coupes transversales en série du ligament et de la région dorsale d'un exemplaire de 11 millimètres de longueur, montrant les phases successives de la formation du ligament; *cb*, cellules productrices du bourrelet de la charnière; *b*, bourrelet de la charnière; *ep. d.*,

épithélium sous-ligamentaire. (Les figures 40 à 43 sont réduites pour la figure 44.) Gross. Vérick $\frac{O1}{o2}$.

Fig. 45. — *Mytilus edulis.* Coupe transversale du ligament et du bourrelet passant par une cavité de ce dernier. *Ep. d*, épithélium sous-ligamentaire; *cb*, cellules productrices du bourrelet.

Fig. 46. — *Mytilus edulis.* Coupe transversale de l'épithélium sous-ligamentaire. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 47. — *Mytilus edulis.* Cellules épithéliales de la région sous-jacente aux bourrelets de la charnière avec leurs prolongements fibrillaires. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 48. — *Mytilus edulis.* Coupe transversale de l'épithélium dorsal; *gl*, glandes unicellulaires. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 49. — *Mytilus edulis.* Coupe transversale de l'épithélium nacrigène. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 50. — *Mytilus edulis.* Coupe du périostracum; *c*, cavités; *pig*, pigment. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 51. — *Mytilus edulis.* Vue du périostracum par sa face externe. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 52. — *Mytilus edulis.* Coupe transversale du bourrelet palléal et du périostracum montrant l'origine de cette membrane au fond du sillon palléal. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 53. — *Mytilus edulis.* Cellules épithéliales de la région dorsale en regard du bourrelet de la charnière, type à double noyau. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 54. — *Mytilus edulis.* Exemplaire adulte à coquille double, vu sur les deux faces (grandeur naturelle).

Fig. 55. — *Mytilus edulis.* Figure d'ensemble montrant la région *ab* dans laquelle se rencontrent les trabécules filiformes du périostracum.

Fig. 56. — *Mytilus edulis.* Périostracum arraché dans la région *ab* de la figure précédente, vu par la face interne; *tr*, trabécules; *cc'c''*, dépôts successifs contribuant à l'épaississement de la membrane. Gross. Vérick $\frac{O3}{o2}$.

Fig. 57. — *Helix aspersa.* Epithélium palléal vu en coupe optique après l'action de l'acide acétique. Gross. Vérick $\frac{O3}{o6}$.

Fig. 58. — *Helix aspersa.* Coupe optique du périostracum *per*; *gl*, globules.

LA CIRCULATION ARTÉRIELLE

DU PÉDONCULE CÉRÉBRAL

Par MM. ALEZAIS et Léon D'ASTROS (de Marseille).

Depuis le mémoire de Weber [1] sur le syndrome clinique produit par les lésions du pédoncule cérébral, l'histoire pathologique de cette portion importante du système nerveux s'enrichit tous les jours de faits nouveaux.

La plupart de ces lésions (hémorragie, ramollissement) sont d'origine vasculaire. Notre but en entreprenant la description du système circulatoire artériel du pédoncule est de contribuer à éclaircir leur pathogénie.

D'autres auteurs, notamment Duret [2], dans ses travaux sur la circulation de l'encéphale, ont fourni les éléments essentiels de cette étude. Nous la reprenons aujourd'hui pour la compléter par nos recherches personnelles, et pour présenter une vue d'ensemble des artères nourricières du pédoncule.

Le tronc basilaire, arrivé vers le bord antérieur de la protubérance annulaire, au niveau de l'origine des pédoncules cérébraux, se divise en quatre branches : deux postérieures, une droite et une gauche, les *cérébelleuses supérieures*, et deux antérieures, les *cérébrales postérieures* droite et gauche. Les artères cérébelleuses supérieures partent à angle droit, le long du sillon pédonculo-protubérantiel, ou répondent quelquefois, à leur origine, à la face antérieure de la protubérance. Elles passent en arrière et en dehors de la troisième paire, et contournent la partie inférieure du pédoncule, en se dirigeant vers la ligne médiane, pour se distribuer par leurs branches principales au vermis supérieur et à la face supérieure du cervelet. Les cérébrales postérieures se portent d'abord en avant, passant en dedans de la troisième paire, qui les sépare ainsi des cérébelleuses supérieures : elles se dévient bientôt en dehors et en haut, pour contourner le pédoncule vers sa partie moyenne et se diriger vers l'extrémité posté-

1. Weber, *A contribution to the Pathology of the crura cerebri* (*Med. Chir. Trans.*, 1863).

2. Duret, *Recherches anatomiques sur la circulation de l'Encéphale* (*Archives de Physiologie*, 1874).

rieure du corps calleux. Au niveau du point où elles changent de direction, elles reçoivent la *communicante postérieure*, qui augmente quelquefois leur calibre. Cette communicante postérieure, étendue d'avant en arrière, de la carotide interne à la cérébrale postérieure, longe la partie antérieure du pédoncule vers son bord interne.

Tels sont les troncs principaux d'où proviennent les artères du pédoncule, et auxquels il faut ajouter, pour quelques filets exceptionnels, l'artère sylvienne.

Nous suivrons dans l'étude détaillée de ces artères du pédoncule l'ordre dans lequel nous venons d'énumérer leurs troncs d'origine ; nous laisserons hors de notre description toutes les branches, de quelque importance qu'elles soient, que ces mêmes troncs fournissent aux parties voisines de l'encéphale.

I. Tronc basilaire. — Après avoir donné les artères sus-protubérantielles, toutes destinées à la protubérance, le tronc basilaire émet assez souvent une artériole, qui, née un peu au-dessous du bord supérieur de la protubérance, immédiatement en arrière de la cérébelleuse, gagne, en se dirigeant obliquement en dehors, le sillon pédonculo-protubérantiel auquel elle fournit quelques artérioles. On peut quelquefois la suivre jusqu'à l'étage supérieur de l'isthme.

II. Cérébelleuse supérieure. — Les auteurs passent sous silence les branches que cette artère donne au pédoncule cérébral. Bien que celles-ci ne soient pas absolument constantes, ni nombreuses, elles méritent d'être signalées.

Nous mentionnerons tout d'abord, en passant, que la cérébelleuse supérieure peut donner, exceptionnellement, dès son origine, quelques artères sus-protubérantielles, se confondant dans leur distribution avec celles qui proviennent de l'extrémité supérieure du tronc basilaire.

Quant aux branches pédonculaires, les unes naissent, en général, du tronc même de la cérébelleuse et peuvent être considérées comme des collatérales : les autres viennent de la branche terminale interne de l'artère. Lorsque la division de celle-ci est précoce, c'est encore la branche interne qui fournit la plupart des collatérales.

1° Du tronc de l'artère, peu après son origine et l'émission des artères sus-protubérantielles, naissent quelquefois 2 ou 3 artérioles grêles *interpédonculaires* qui pénètrent de dedans en dehors dans le bord du pédoncule.

2° Assez souvent naît au-dessus de la protubérance une artériole qui pénètre dans le pédoncule, soit par son bord antérieur, soit par sa face externe et peut être suivie dans son épaisseur d'avant en arrière.

Il arrive que ce filet pénètre dans la protubérance elle-même vers son bord supérieur, mais par la dissection on peut se rendre compte qu'il est destiné au pédoncule, où nous l'avons suivi, dans un cas, jusqu'à l'étage supérieur.

3° Un filet long et grêle remonte jusqu'au sillon latéral de l'isthme où il pénètre en se divisant quelquefois en ramuscules.

4° On voit dans quelques cas un petit filet remonter jusqu'à la partie postérieure de l'étage supérieur où il se distribue.

Signalons enfin que la cérébelleuse supérieure peut donner un filet au pédoncule cérébelleux moyen.

Les *branches terminales* de l'artère cérébelleuse ne nous arrêteront pas quant à leur distribution cérébelleuse. L'externe est destinée au lobe latéral du cervelet, face supérieure, et l'interne au vermis.

1° De cette branche interne naît à la partie supérieure de l'isthme, une artériole assez constante qui s'anastomose avec l'artère des tubercules quadrijumeaux sur laquelle nous allons revenir. Cette anastomose contribue, ainsi que nous le verrons, à établir à la partie postérieure de l'isthme des connexions vasculaires entre les branches terminales des artères cérébrale postérieure et cérébelleuse supérieure; d'autre part, elle peut expliquer certaines variations intéressantes que nous avons rencontrées dans le volume et la distribution de ces branches terminales.

2° La branche interne de la cérébelleuse supérieure fournit aussi quelquefois un rameau qui s'épanouit en pinceau sur le tubercule quadrijumeau postérieur. Dans quelques cas d'origine tardive au niveau du vermis, ce rameau suit une direction récurrente de son origine sur le tubercule quadrijumeau postérieur. C'est ce rameau que Duret appelle artère postérieure des tubercules quadrijumeaux, et qui nous a paru être moins constante qu'il ne le dit.

III. Cérébrale postérieure. — C'est de la cérébrale postérieure que dépend surtout la circulation artérielle du pédoncule. Pour la commodité de la description, nous décrirons, en premier lieu, les branches qui naissent de la portion directe de cette artère, avant l'abouchement de la communicante postérieure, et en second lieu, celles qui naissent après, de sa portion réfléchie.

1° **Avant la communicante,** la cérébrale postérieure fournit des *artères interpédonculaires ou pédonculaires internes*, constantes, qui pénètrent par l'espace perforé postérieur ou la face interne des pédoncules. Elles forment un gros bouquet dont on voit quelquefois les branches embrasser l'origine du moteur oculaire commun auquel elles fournissent des filets. Ces artères interpédonculaires se distribuent, en majeure partie, à la région interne de l'étage inférieur du pédoncule.

C'est au niveau de ce groupe que naît assez souvent une grosse artère qui, pénétrant dans le pédoncule par la partie moyenne de son bord àntéro-interne, gagne la région interne et postérieure de la couche optique. C'est l'*artère interne et postérieure de la couche optique*, de Duret, que nous avons vue, avec cet auteur, naître tantôt de la communicante postérieure, tantôt, comme ici, de la cérébrale postérieure.

Au niveau de ce même groupe, se trouve l'*artère des noyaux* du moteur oculaire commun, *artère radiculaire* de Duret, qui, d'après cet auteur,

naîtrait le plus souvent de l'extrémité du tronc basilaire. Cette disposition nous paraît exceptionnelle, car c'est du tronc de la cérébrale postérieure ou de la pédonculo-jumelle à son origine, que nous l'avons toujours vue provenir [1].

Cette artériole, assez volumineuse, quelquefois dédoublée, naît en dedans de l'émergence du moteur oculaire commun, et pénètre dans le pédoncule en dedans du nerf, après lui avoir fourni des ramuscules au-dessous de son origine apparente. Les branches, au nombre de 6 à 7, remontent dans la partie interne du pédoncule, près de la ligne médiane, et divergent en éventail dans le plan sagittal, pour se distribuer aux noyaux que les auteurs décrivent au-dessous de l'aqueduc de Sylvius et dans le plancher du troisième ventricule, comme les centres de la 3e paire.

Plus en arrière, une artériole du même groupe, et du même calibre que les précédentes, se porte obliquement en haut et en arrière vers le noyau du pathétique, au-dessous du tubercule quadrijumeau postérieur.

Ces artérioles, sans anastomoses entre elles dans leur partie intrapédonculaire et ne se ramifiant qu'à leur terminaison dans un espace restreint, sont complètement indépendantes des autres artères pédonculaires, notamment des pédonculaires supérieures. Elles forment un système spécialement destiné aux noyaux gris de l'oculo-moteur commun et du pathétique.

2° *Artères pédonculaires antéro-externes.* — Peu nombreuses, grêles ; pénètrent dans la face antéro-externe du pédoncule. Quelques-unes peuvent être suivies jusqu'à la substance noire.

3° *Artère des tubercules quadrijumeaux ou pédonculo-jumelle.* — Cette artère que l'on peut dénommer *pédonculo-jumelle*, pour rappeler la part importante qu'elle prend souvent dans la circulation du pédoncule, a été très sommairement décrite par Duret, sous le nom d'*artère moyenne des tubercules quadrijumeaux* [2].

« Elle naît, dit-il, très haut de la cérébrale postérieure, contourne au-dessus d'elle le pédoncule et vient se terminer en un pinceau de fines ramifications dans l'intervalle des deux tubercules quadrijumeaux. Dans son trajet, cette artère donne aussi quelques branches très fines au pédoncule. »

D'après ce que nous avons vu, cette artère pédonculo-jumelle fournit généralement des rameaux pédonculaires assez constants, et représente pour les tubercules quadrijumeaux une source beaucoup plus importante de vascularisation que les jumelles antérieure et postérieure de Duret.

Elle naît de la cérébrale assez près de son origine, se porte en dehors, tantôt au-dessous, tantôt au-dessus de la troisième paire, autour de laquelle, nous l'avons vue, dans un cas, former une boucle vasculaire. Elle continue ensuite son trajet, soit dans le sillon sus-protubérantiel, accolée à la cérébelleuse supérieure, soit plus haut, sur la moitié inférieure du pédoncule, à égale distance de la cérébelleuse supérieure et de la partie réfléchie de la cérébrale postérieure. Quelquefois unique, et présentant d'ordinaire

1. Alezais et d'Astros, *Les artères nourricières des noyaux du moteur oculaire commun et du pathétique.* C. R. Soc. de Biologie, n° 21, 10 juin 1892, p. 492.
2. *Loc. cit.*, p. 82.

le volume d'une artériole importante, elle peut être grêle, ou de dimension inégale d'un côté à l'autre, et plus souvent encore divisée dès l'origine en deux branches parfois inégales.

Dans son trajet vers les tubercules quadrijumeaux, où elle se termine, elle fournit un certain nombre de collatérales que nous allons énumérer.

a. *Artères interpédonculaires.* — Peu nombreuses, grêles, se confondent avec celles qui viennent de la cérébrale postérieure.

b. *Artère des noyaux de la troisième paire.* — Cette artère des noyaux de la troisième paire que nous avons déjà citée plus haut, naissait des deux côtés, sur un sujet bien injecté, de l'artère pédonculo-jumelle.

c. *Artères pédonculaires antéro-externes.* — Généralement assez grêles et courtes, ces artérioles proviennent du tronc de l'artère ou de la partie initiale de ses branches. Elles pénètrent d'avant en arrière dans les espaces interfasciculaires du pédoncule, près du bord interne : quelques-unes, plus rares et plus longues, y pénètrent plus en dehors, en se rapprochant du sillon latéral. Nous avons pu assez souvent les suivre jusqu'à la substance noire. Dans un cas, une artériole traversait cette substance noire pour se terminer dans l'étage supérieur du pédoncule.

d. *Branches pour le sillon latéral.* — Ces artérioles, assez constantes, mais grêles et peu nombreuses, sont quelquefois disposées en série antéro-postérieure dans le sillon.

e. *Artères pédonculaires supérieures.* — Celles-ci, très grêles et inconstantes, proviennent ordinairement de la division supérieure de l'artère. Elles sont quelquefois assez longues, naissant à la partie antéro-externe du pédoncule qu'elles contournent pour atteindre l'étage supérieur.

Anastomoses. — L'artère pédonculo-jumelle affecte des rapports anastomotiques avec les artères voisines.

Sa branche inférieure s'anastomose assez souvent, comme nous l'avons indiqué, avec la cérébelleuse supérieure, soit au niveau du sillon de l'isthme, soit plus haut, entre la quatrième paire et les tubercules quadrijumeaux. Cette anastomose est fréquemment assez large.

D'autre part, l'anastomose de la pédonculo-jumelle avec la cérébrale postérieure est assez constante. Elle peut siéger au niveau du sillon latéral, et se faire directement avec le tronc de l'artère, dans sa partie réfléchie : plus souvent, elle se fait plus haut avec quelqu'une des artères terminales de la cérébrale, telle que l'artère choroïdienne postérieure, ou l'artère des corps genouillés.

Ajoutons que les branches de la pédonculo-jumelle sont quelquefois unies entre elles par de fines anastomoses.

Branches terminales. — La pédonculo-jumelle se termine constamment sur les tubercules quadrijumeaux.

Généralement, le tronc de l'artère ou ses deux branches largement anastomosées viennent s'épanouir en éventail sur les deux tubercules et les couvrir d'un riche lacis vasculaire.

Rarement les deux branches de division se portent chacune sur un des tubercules.

Dans un cas, la branche antérieure se distribuait au tubercule antérieur, et la postérieure, plus grosse, se ramifiait sur les deux.

Comme Duret, nous avons vu que la circulation de ces tubercules, qui est assurée à leur surface par ce réseau vasculaire, ne se fait dans la profondeur des tissus que par de fins capillaires.

2° **Après la communicante,** la cérébrale postérieure devenue circum-pédonculaire donne généralement, avant de se porter sur les lobes postérieurs du cerveau, les *artères postérieures et externes de la couche optique*, qui, ainsi que le dit Duret, pénètrent dans la face externe du pédoncule, au voisinage du corps genouillé; puis les *artères des corps genouillés*, et les *artères choroïdiennes postérieures.*

De ces différentes branches, que nous ne décrirons pas, aussi bien que du tronc de l'artère cérébrale postérieure, se détachent encore quelques groupes d'artérioles destinées à la partie antéro-supérieure du pédoncule.

Ce sont : 1° des *artères pédonculaires antérieures.* Ces artères viennent du tronc même de la cérébrale, peu après sa réflexion, pénètrent entre les faisceaux de la face antéro-externe. Dans quelques cas, elles sont au nombre de cinq à six, disposées en série le long de l'artère : elles se dirigent de bas en haut; les plus antérieures arrivent jusqu'à la couche optique.

2° Les *artères pour le sillon latéral :* assez fréquentes, venant du tronc de la cérébrale et souvent de l'artère choroïdienne postérieure. Quelquefois volumineuses; d'autres fois plus grêles; en série antéro-postérieure dans le sillon. Elles ont aussi une direction ascendante, et quelques-unes ont pu être suivies jusqu'à la partie postérieure de la couche optique.

3° Des *artères pédonculaires supérieures :* moins fréquentes, venant presque toujours de l'artère choroïdienne ou de l'anastomose avec la pédonculo-jumelle, que nous avons signalée. Elles se dirigent toutes vers la couche optique.

Une fois, nous avons vu, du tronc de la cérébrale postérieure, se détacher au voisinage de l'artère du corps genouillé, une artériole à direction descendante qui plongeait et s'épuisait dans le pédoncule cérébelleux supérieur.

L'étude de ces différents groupes artériels nous montre que, s'ils renferment un certain nombre de vaisseaux allant se terminer dans la couche optique, il en est d'autres qui sont exclusivement destinés au pédoncule cérébral.

4° L'anastomose que nous avons signalée plus haut entre l'artère pédonculo-jumelle et la portion réfléchie de la cérébrale postérieure se détache tantôt du tronc même de cette artère, d'autres fois d'une de ses branches et plus particulièrement de la choroïdienne postérieure, quelquefois tardivement au niveau des tubercules quadrijumeaux.

5° Duret décrit une *artère antérieure des tubercules quadrijumeaux* venant de la cérébrale postérieure ou de l'une de ses branches, et venant se répandre en un pinceau très délicat sur le tubercule quadrijumeau antérieur.

Tandis que cet auteur présente cette branche comme à peu près constante, nous l'avons rarement rencontrée.

Dispositions particulières. — A côté des dispositions précédentes que nous avons le plus fréquemment observées, et que l'on peut considérer comme normales, nous avons quelquefois trouvé, dans la distribution artérielle du pédoncule, des variétés qu'il nous semble intéressant de relater.

Dans une première variété, il s'agit de la suppléance de l'une des branches de la cérébrale postérieure par une autre branche de la même artère.

Sur un sujet, du côté droit, l'artère pédonculo-jumelle, bifurquée presque dès son origine, se divisait en plusieurs rameaux contournant le pédoncule : l'un d'eux plus gros, situé en avant, se portait vers le corps genouillé auquel il fournissait et s'engageait sous le corps calleux, donnant les artères choroïdiennes. Les branches inférieures, largement anastomosées avec la cérébelleuse supérieure, se terminaient comme d'habitude, sur les tubercules quadrijumeaux.

Du côté gauche, il s'agissait de la suppléance partielle de la cérébelleuse supérieure par la pédonculo-jumelle, variété qui nous paraît d'autant plus importante que Duret, dans son travail, dit n'avoir jamais rencontré d'anomalie intéressante de la cérébelleuse supérieure [1].

L'artère pédonculo-jumelle, unique, assez grosse, légèrement flexueuse, était accolée à la cérébelleuse supérieure. Sur le bord externe du pédoncule, elle se divisait en deux branches : l'une plus petite, *pédonculaire*, qui après l'émission des collatérales se terminait sur le tubercule quadrijumeau antérieur; l'autre, plus grosse, postérieure, *cérébelleuse*, se distribuait au vermis, et donnait le rameau récurrent pour le tubercule quadrijumeau postérieur. Dans ce cas, la cérébelleuse supérieure ne donnait qu'un petit filet sus-protubérantiel au pédoncule, et ses branches terminales, sans rien fournir au vermis, étaient exclusivement destinées à l'hémisphère latéral du cervelet.

Sur un autre sujet, du côté droit, l'anomalie était à peu près la même que la précédente. L'artère pédonculo-jumelle unique, volumineuse, après avoir fourni ses collatérales habituelles, se divisait, à la partie externe du pédoncule, en deux rameaux terminaux. L'antérieur venait s'épuiser en pinceau sur les tubercules quadrijumeaux; le postérieur se divisait lui-même en deux branches. L'une, plus grêle, s'anastomosait, sous la quatrième paire, avec la branche terminale interne de la cérébelleuse supérieure, qui se rendait à la partie moyenne de l'hémisphère du cervelet. L'autre, plus grosse, se portait en dedans et en arrière, pour se distribuer au vermis, remplaçant dans cette région la cérébelleuse supérieure.

Enfin, sur le même sujet, du côté gauche, les deux variétés précédentes étaient réunies. L'artère pédonculo-jumelle, assez volumineuse à son origine, se divisait peu après en deux branches contournant la partie moyenne du pédoncule. La branche antérieure, après quelques collatérales, fournis-

1. Duret, *Sur la distribution des artères nourricières du bulbe rachidien* (*Arch. de Phys.*, 1883, p. 100).

sait deux anastomoses, l'une avec la branche postérieure, la seconde, avec une autre artériole issue de la partie réfléchie de la cérébrale postérieure. De cette dernière anastomose, naissaient des artères optiques postérieures. La branche antérieure elle-même s'engageait sous le bourrelet du corps calleux formant les artères choroïdiennes postérieures. La branche postérieure, un peu plus grosse, après une anastomose grêle avec la cérébelleuse supérieure, fournissait à la partie latérale du pédoncule et se divisait en deux branches terminales. L'une se terminait en bouquet sur les tubercules quadrijumeaux, l'autre se bifurquait pour laisser passer la quatrième paire, et, après avoir formé un anneau complet autour du nerf, et s'être anastomosée avec la cérébelleuse supérieure, se portait sur le vermis dont elle irriguait les faces supérieure et inférieure.

La suppléance de diverses branches de la cérébrale postérieure entre elles est d'un intérêt surtout anatomique.

Il n'en est peut-être pas de même de la part que la pédonculo-jumelle peut quelquefois prendre dans la circulation du lobe médian du cervelet. Cette disposition deviendrait la cause de lésions cérébelleuses dans les oblitérations de la cérébrale postérieure vers son origine.

IV. Communicante postérieure. — Ainsi que Duret l'a décrit, la communicante postérieure donne assez habituellement naissance à l'optique postérieure interne, sauf les cas où celle-ci provient de la cérébrale postérieure. Plus rarement elle donne l'artère optique interne antérieure.

Ces deux artères ne font que traverser la partie tout à fait supérieure du pédoncule cérébral, pour gagner la couche optique. C'est de la communicante que naît quelquefois aussi l'artère choroïdienne antérieure. Nous n'avons pas à insister autrement sur ces artères.

Quant aux artérioles uniquement pédonculaires, qui proviennent de la communicante postérieure, on peut les grouper dans l'ordre suivant :

1° *Artères pédonculaires internes.* — Inconstantes, en petit nombre et grêles.

2° *Artères pédonculaires antéro-externes.* — Pénétrant comme les artérioles de même nom qui proviennent de la cérébrale postérieure, entre les faisceaux de la partie antérieure du pédoncule, et ayant, comme elles, une direction ascendante.

Dans un cas où la choroïdienne antérieure venait de la communicante, c'était cette artère qui fournissait ces filets.

3° *Artères pour la bandelette optique.* — Celles-ci, au nombre de cinq ou six, assez grêles, pénètrent en série dans la bandelette optique ou le long de son bord postérieur, s'enfoncent dans la partie supérieure du pédoncule, auquel elles sont à peu près exclusivement destinées.

Dans le cas mentionné plus haut, elles venaient aussi de la choroïdienne antérieure.

V. Artère sylvienne. — Cette artère fournit quelquefois la choroïdienne antérieure. Nous l'avons vu, dans quelques cas, donner elle-même ou par

l'intermédiaire de cette artère choroïdienne, les artérioles sériées de la bandelette optique, qui se terminent dans le pédoncule.

Elle donne quelquefois aussi des filets à la partie antéro-interne du pédoncule.

Après avoir énuméré et décrit les différentes artères qui fournissent au pédoncule cérébral, et les branches qui en naissent, il nous semble utile de jeter un coup d'œil d'ensemble sur leur distribution.

On voit d'abord le long de la partie antéro-interne du pédoncule, et continuant à peu près la direction ascendante du tronc basilaire, la portion directe de la cérébrale postérieure. Perpendiculairement à elle, partent trois troncs artériels d'inégal volume, la cérébelleuse supérieure, la pédonculo-jumelle et la portion réfléchie de la cérébrale postérieure, qui contournent le pédoncule dans ses deux tiers inférieurs.

La terminaison de ces diverses artères est différente. La cérébelleuse est surtout destinée au cervelet; la cérébrale postérieure aux régions postérieures du cerveau et aux plexus choroïdes; la pédonculo-jumelle aux tubercules quadrijumeaux. Mais avant de fournir leurs branches terminales, ces trois troncs artériels s'anastomosent assez constamment entre eux, au niveau de l'étage supérieur du pédoncule. Ces anastomoses qui constituent parfois un véritable réseau, établissent au-dessus de l'isthme cérébral des voies de communication assez larges entre les circulations cérébrale et cérébelleuse. Elles favorisent la suppléance physiologique de ces territoires artériels, et rendent compte des cas de suppléance anatomique dont nous avons décrit quelques exemples intéressants.

De ces trois troncs artériels, et, pour la partie supérieure du pédoncule, de la communicante postérieure, naissent à peu près toutes les artères nourricières du pédoncule. On peut les diviser topographiquement en cinq groupes.

1° *Artères pédonculaires internes.* — Elles naissent surtout de la partie ascendante de la cérébrale postérieure : quelques-unes, plus rares, viennent de la cérébelleuse supérieure à son origine, et de la pédonculo-jumelle. Enfin, tout à fait à la partie supérieure du pédoncule, quelques filets peuvent naître de la communicante postérieure ou de la sylvienne.

Ces artérioles s'enfoncent dans la partie interne du pédoncule, et ne dépassent pas la substance noire, semblant destinées à l'étage inférieur.

On peut rattacher à ce groupe les artères optiques internes antérieure et postérieure, qui naissent tantôt de la cérébrale postérieure, tantôt de la communicante, et qui ne font que traverser le pédoncule pour se rendre à la couche optique.

Artère des noyaux de la troisième paire. — Nous devons une mention particulière, à cause de son importance, à l'artère des noyaux de l'oculomoteur commun, qui appartient encore à notre premier groupe artériel.

Son origine habituelle est la cérébrale postérieure. Elle remonte dans la partie interne du pédoncule, près du plan médian, en se divisant en 6 ou 7 branches, qui s'épanouissent en éventail et se rendent aux noyaux gris

de l'oculo-moteur commun. Une branche postérieure se porte au noyau du pathétique. L'ensemble de ces artérioles forme un système indépendant des autres artères du pédoncule.

2° *Artères pédonculaires antéro-externes.* — Nombreuses; sont fournies de bas en haut, quelques-unes inconstantes par la cérébelleuse supérieure, d'autres en assez grand nombre par la pédonculo-jumelle, et la partie réfléchie de la cérébrale postérieure; enfin quelques-unes par la communicante, et très exceptionnellement par la sylvienne.

Les inférieures et les moyennes s'enfoncent dans le pédoncule perpendiculairement à sa surface. Celles qui naissent de la cérébrale postérieure et de la communicante ont une direction ascendante. Les plus élevées pénètrent dans le pédoncule à travers la bandelette optique.

Les inférieures et les moyennes se terminent généralement dans l'étage inférieur et peuvent être suivies jusqu'à la substance noire. Très exceptionnellement elles traversent cette substance noire pour arriver à l'étage supérieur.

Des supérieures, quelques-unes vont jusqu'à la couche optique.

3° *Artères du sillon.* — Peu nombreuses; naissent de bas en haut de la cérébelleuse supérieure, de la pédonculo-jumelle, de la portion réfléchie de la cérébrale postérieure. Ces dernières peuvent être suivies jusqu'à la couche optique.

4° *Artères pédonculaires supérieures.* — Assez rares ; naissent de bas en haut de la cérébelleuse supérieure (filet inconstant); de la pédonculo-jumelle et de la portion réfléchie de la cérébrale postérieure ou de ses branches (artère choroïdienne postérieure).

5° *Artères des tubercules quadrijumeaux.* — Sur les deux tubercules quadrijumeaux, existe un riche réseau artériel, qui constitue la terminaison de la pédonculo-jumelle (artère moyenne des T. Q. de Duret). Assez souvent, la cérébelleuse supérieure lui envoie un rameau, quelquefois récurrent (artère postérieure des T. Q. de Duret). Rarement, de la cérébrale postérieure ou de l'une de ses branches, lui arrive un filet (artère antérieure des T. Q. de Duret).

Les tubercules quadrijumeaux sont certainement la partie la plus richement vascularisée du pédoncule; mais, sauf ces tubercules et les noyaux gris de la IIIe et de la IVe paire, l'étage supérieur reçoit un moins grand nombre d'artères nourricières que l'étage inférieur.

SUR LA SIGNIFICATION

DE LA

CELLULE ACCESSOIRE DU TESTICULE

ET SUR LA COMPARAISON MORPHOLOGIQUE

DES

ÉLÉMENTS DU TESTICULE ET DE L'OVAIRE

Par le Dr A. PRENANT,
Chef des travaux histologiques à la Faculté de médecine de Nancy.

(*Suite et fin*[1].)

Voyons en effet ce qu'il advient des faits précédemment énoncés si nous changeons complètement l'équation que nous avions écrite plus haut en donnant à notre cellule inconnue une nouvelle valeur, et si nous faisons les cellules séminales = cellules folliculeuses, et l'œuf = notre cellule énigmatique, la soi-disant cellule folliculeuse du testicule. Dès maintenant nous pouvons déclarer que c'est cette manière de voir que nous acceptons, bien qu'elle nous mette en contradiction avec la presque totalité des auteurs.

Quelques-uns cependant ont présenté avant nous la question à peu près comme nous venons de le faire.

Mais, comme nous le disions au début de cet article, si nous avons des devanciers dans Sedgwick-Minot, E. van Beneden, Sabatier, Balbiani, on voudra bien reconnaître, par l'exposé qui va suivre de leurs opinions, qu'ils ne nous ont devancé qu'en suivant des voies qui nous sont aujourd'hui fermées par la force même des faits, et qu'il nous revient par suite une certaine priorité.

Sedgwick-Minot (*89*) a pensé que les noyaux satellites des Insectes, c'est-à-dire nos formations de signification inconnue, étaient l'élément femelle du noyau primitif de la cellule-mère, les noyaux spermatiques représentant l'élément mâle. D'autre part, les globules polaires sont l'élément mâle de l'œuf, dont le noyau définitif représente l'élément femelle. « Cette théorie du sexe des cellules, étant donnée la somme des faits que l'on possédait à cette époque, s'imposait presque à l'esprit, dit Gilson (*loc. cit.*, p. 38), et n'eût été le scepticisme délibéré dont le naturaliste ne peut jamais se

1. Voir le numéro de mai-juin 1892.

départir, surtout à l'égard des théories, même les mieux fondées en apparence, nous pensons qu'elle eût été universellement admise. » Gilson ne l'admet pas, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut; pour deux raisons il rejette l'un des termes de cette théorie : le noyau satellite, dit-il, n'est pas un noyau femelle. En effet : 1° « L'existence du noyau femelle est loin d'être générale ». Dans le groupe des Arthropodes, « les Myriapodes, les Arachnides et les Crustacés, au moins ceux que nous avons étudiés, n'en possèdent pas. Les Insectes seuls, parmi les Arthropodes, en sont munis. En somme les types animaux qui le possèdent sont moins nombreux que ceux qui en sont dépourvus. » 2° « Il est encore un autre fait qui permet de se demander si le rôle et la signification de ce prétendu noyau femelle n'est pas tout autre. C'est l'existence dans certains animaux d'un ou de plusieurs noyaux accompagnés de protoplasme, qui sont satellites des spermatozoïdes comme chez les Insectes, mais qui, loin de dériver du noyau d'une métrocyte commune, n'ont qu'une parenté lointaine avec les cellules spermatiques et viennent du dehors. Tels sont les noyaux pariétaux de l'*Asellus aquaticus* » et d'autres « qui, après la fusion plasmodique, se fixent aux faisceaux au point de n'en être pas séparés par la dissociation sur le porte-objets, et figurent exactement le noyau femelle des Insectes ». « Pour notre part, nous pensons que le rôle des uns comme des autres est sans rapport direct avec la sexualité. » L'auteur conclut en disant : « Le noyau, appelé « *noyau femelle* » d'après la théorie de S. Minot, mérite plutôt le nom de *noyau de la cellule nourricière*, *noyau du plasmodium nourricier*, ou simplement *noyau nourricier*. Toutefois, si l'on ne craignait d'anticiper sur nos connaissances positives, on pourrait fort bien l'appeler simplement *noyau-satellite*, terme qui ne préjuge rien sur ses fonctions. » (Gilson, *La cellule*, t. IV, 1er fasc., p. 38 et suiv.)

Gilson toutefois, bien qu'il rejette la théorie de Minot, reconnaît qu'un fait est favorable à cette théorie : c'est que, comme l'ont constaté V. La Valette Saint-George et Gilson lui-même, le noyau satellite ou femelle doit son origine à l'un des deux premiers noyaux formés dans la métrocyte. Ajoutons, si nous ne craignons pas de sortir du domaine des Arthropodes, que dans certains cas, on a pu voir nettement que l'origine de l'élément satellite ou femelle était bien la même que dans le cas précédent; c'est ce qu'ont fait voir par exemple les recherches de Polejaeff et de Fiedler sur la

spermatogénèse des Éponges. Nous inclinons même à penser que, si la constatation de l'origine commune des éléments mâle et femelle, aux dépens d'une cellule-mère unique, n'a pas été faite dans la totalité des cas de spermatogénèse étudiés, cela tient uniquement aux difficultés de l'observation, et nous avons la conviction que des recherches répétées sur les premières phases du développement du testicule chez les Sélaciens, les Amphibiens, les Mammifères viendront donner la preuve péremptoire de cette origine. S'il en est ainsi, on conçoit qu'en présence de deux éléments, issus d'une cellule-mère unique, dont l'un est mâle ou fournira des éléments mâles, on soit disposé et jusqu'à un certain point autorisé à regarder l'autre élément comme femelle.

D'ailleurs, à la défense de la manière de voir de S. Minot, nous ferons remarquer que la signification femelle du noyau satellite n'exclut en rien le rôle nourricier de cet élément, comme paraît le craindre Gilson quand il élimine l'une pour pouvoir admettre l'autre. L'élément femelle a pu fonctionner mais ne fonctionne plus comme tel. Il doit cependant avoir une fonction, parce que sans cette fonction cet élément aurait disparu. L'élément n'a plus que la signification femelle, mais a pris une fonction nourricière. Détourné de ses attributions primitives, il s'est adapté à un rôle nourricier, et c'est au prix de cette adaptation qu'il persiste dans le testicule en y remplissant vis-à-vis des éléments séminaux son rôle nutritif et protecteur. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point.

Mais maintenant, si nous acceptons dans la théorie de S. Minot l'équivalence de l'élément folliculeux du testicule et de l'œuf de l'ovaire, si nous reconnaissons à l'élément folliculeux du testicule une signification femelle, il nous faut renoncer à admettre avec S. Minot que le rejet du noyau femelle par le noyau de la cellule-mère séminale doit correspondre au rejet des globules polaires par l'œuf. Les globules polaires devraient alors être considérés comme les éléments mâles éliminés par l'œuf : théorie qui, pour solide qu'elle ait pu paraître, telle qu'E. van Beneden sut la bâtir, n'en a pas moins été fortement ébranlée par la récente publication de O. Hertwig.

D'autre part, il nous faudrait considérer les globules polaires de l'œuf et le noyau femelle des éléments séminaux comme morphologiquement de même valeur, et au point de vue physiologique comme s'équivalant sexuellement et par conséquent se neutralisant. Or le

rejet des uns et de l'autre se fait à des époques très différentes de l'évolution génitale. Il faut alors admettre, ce qui paraît bien difficile, que le noyau femelle issu dès la première génération cellulaire de la bipartition de la cellule-mère séminale primordiale renferme en lui une quantité de principes femelles éliminables équivalente à la quantité des principes mâles qui seront rejetés par l'œuf non mûr sous forme de globules polaires au bout de cent ou mille générations cellulaires seulement.

Faute donc de pouvoir conserver l'un des principes de la théorie de S. Minot, il nous faut abandonner cette théorie dans son ensemble.

E. van Beneden (*90* et *75*) a exprimé la même idée que S. Minot. Pour lui, le cytophore représente, dans l'histoire de l'élément mâle, l'œuf des animaux femelles; les cellules séminales doivent être comparées aux globules polaires, qui ne sont que des éléments mâles éliminés par l'œuf.

En plaçant ici le résumé des vues que E. van Beneden a émises sur l'origine et la signification des éléments sexuels chez les Hydroïdes (*90 bis*), nous croyons être bien dans la pensée de leur auteur, qui s'est exprimé nettement contre la stricte homologie des spermatozoïdes et de l'œuf, telle qu'on l'admettait dans la catégorie des opinions rapportées à la fin du paragraphe I de cet article. Malheureusement nous croyons aussi que les faits sur lesquels s'appuyait la manière de voir de van Beneden ont été démentis depuis. D'après van Beneden, les œufs des Hydractinies se développeraient exclusivement aux dépens des cellules épithéliales de l'endoderme. Les spermatozoïdes se développeraient au contraire aux dépens de l'ectoderme. Il y aurait d'ailleurs dans les sporosacs femelles un rudiment d'organe testiculaire, dans les sporosacs mâles un rudiment d'ovaire; les sporosacs seraient ainsi morphologiquement hermaphrodites. Van Beneden conclut de là tout naturellement que l'endoderme et l'ectoderme ont, au point de vue sexuel, une signification opposée, et que réciproquement la fécondation n'a d'autre but que la réunion des éléments chimiques de polarité opposée appartenant aux deux produits sexuels respectivement ecto- et endodermique. Van Beneden étend ensuite aux dispositions des Vertébrés l'interprétation des faits qu'il a trouvés chez les Hydraires. Il rapproche en effet de l'ovaire rudimentaire des Hydroïdes la formation ovarienne qui entoure le testicule du

Crapaud, et même les œufs (œufs primordiaux) que Waldeyer a vus se former chez l'embryon mâle du Poulet.

Nous allons retrouver chez un autre auteur les idées d'opposition et de polarité sexuelles exprimées par E. van Beneden. Elles auront, avec Sabatier, gagné en précision. Tandis que van Beneden en effet met en opposition sexuelle les éléments cellulaires appartenant à deux ébauches organiques, testiculaire et ovarique, distinctes, Sabatier oppose sexuellement les productions d'un élément cellulaire unique.

La fameuse théorie de Sabatier (*91*) est ainsi conçue. Dans le protoplasma des œufs primordiaux prennent naissance des cellules nucléées qui émigrent de l'œuf (lequel par là devient un œuf définitif) et qui forment l'épithélium des follicules de de Graaf; celui-ci serait ainsi un produit secondaire de la cellule ovulaire. Comme maintenant les filaments séminaux se forment de la même façon dans le protoplasma d'une cellule-mère séminale primordiale ou ovule mâle, et en émigrent ensuite, et que de son côté cette cellule séminale primordiale est l'homologue de la cellule ovulaire primordiale, les filaments séminaux métamorphosés deviennent nécessairement comparables aux cellules folliculeuses de l'œuf. Chaque cellule serait hermaphrodite, et la différenciation des cellules sexuelles en éléments purement mâles et purement femelles tiendrait à ce qu'un élément sexuel serait expulsé. Le noyau représenterait l'élément femelle; dans le protoplasma seraient situés les éléments mâles. La cellule ovulaire primordiale hermaphrodite expulserait les éléments mâles sous la forme de l'épithélium folliculaire. Dans la spermatogénèse ceux-ci se libèrent de même du noyau, c'est-à-dire de l'élément femelle de la cellule séminale primordiale hermaphrodite. Sabatier admet ainsi dans toute cellule reproductrice deux polarités opposées, l'une centripète (cellule ovulaire, blastophore), l'autre centrifuge (cellules du follicule, globules polaires, couches péri-vitellines, *zona radiata*, spermatoblastes, etc.). « Toute cellule, dans laquelle les deux polarités sont dans un état réciproque d'équilibre, est dans un état de *neutralité sexuelle* plus ou moins grande et est susceptible de parthénogénèse; mais si une modification histologique fait disparaître un des éléments, l'équilibre est rompu : une des deux polarités devient prédominante, et la cellule acquiert par cela même une *sexualité* déterminée. L'élimination de l'élément centrifuge donne naissance à l'élément mâle,

l'élimination de l'élément centripète produit l'élément femelle. Il peut y avoir plusieurs degrés dans la sexualité, et la sexualité complète peut n'être acquise que progressivement par des éliminations successives. »

Sabatier fait remarquer dans son important recueil de mémoires publiés en 1886 (p. 152 et suiv.) combien sa manière de voir vient heureusement expliquer l'hermaphrodisme normal et les cas d'hermaphrodisme accidentel que l'on a observés chez les Vertébrés.

Il montre aussi qu'elle s'harmonise bien avec les idées que l'on peut se faire sur le développement phylogénique de la sexualité. La parthénogénèse, « l'état neutre non différencié de l'individu a été la règle dans les premières phases du développement phylogénique, comme il l'est dans les premières phases du développement ontogénique.... A l'état neutre ou parthénogénétique des animaux inférieurs a succédé l'état hermaphrodite, dans lequel la neutralité de l'individu est accompagnée de la différenciation sexuelle des éléments reproducteurs, soit placés côte à côte et entremêlés, soit situés dans deux portions contiguës de la même glande, ou dans deux glandes très généralement voisines et même contiguës. Les différenciations sexuelles des éléments produites par voie d'élimination des polarités contraires se sont faites, ou bien sur des éléments isolés d'un même blastème, ou sur des portions ou des régions différentes de celui-ci. Dans un degré plus élevé de la phylogénie, la différenciation sexuelle s'est établie à la fois dans les éléments et dans les individus reproducteurs. Chaque individu n'a plus possédé en fait qu'un des deux ordres d'éléments. Il a été sexué. »

Telle est la remarquable spéculation de Sabatier, si hardiment originale qu'elle est juste opposée à la doctrine réputée inattaquable et de fait non attaquée de l'équivalence morphologique de l'œuf et des éléments séminaux. Malheureusement si nous pouvons accepter cette spéculation dans ce qu'elle a d'exclusivement théorique, nous devons rejeter les faits sur lesquels elle s'appuie ; nous gardons le plan et le réalisons avec de nouveaux matériaux. N'a-t-on pas conservé la théorie vertébrale de Gœthe et changé les vertèbres ? Il est certain que les faits de spermatogénèse et d'ovogénèse, dans l'immense majorité des cas, sinon dans tous, ne peuvent être schématisés comme l'a fait Sabatier, et comme l'ont fait après lui des disciples trop confiants. La formation libre de noyaux au

sein du protoplasma est presque déjà une curiosité historique. L'expulsion des spermatozoïdes par le protoplasma de la cellule-mère séminale, des cellules folliculeuses par celui de la cellule-mère ovulaire, ou tout au moins l'émigration des uns et des autres, sont des phénomènes d'un mécanisme ingénieux et commode, mais peu conforme aux règles de la cytologie. L'opposition sexuelle imaginée entre le noyau et le protoplasma de la cellule fait plus encore violence aux lois cytologiques. Nous rejetons donc les faits, mais nous conservons l'idée.

Balbiani (2) a présenté à son tour des considérations théoriques qui méritent de prendre place à côté de celles qui précèdent. Pour lui aussi, il existe deux sortes d'éléments dans chaque produit sexuel ou plutôt dans chacun des groupes histologiques dont se compose une glande génitale : l'un de ces éléments est mâle, l'autre est femelle. Dans le cas du testicule, il y a un ovule, qui est l'élément femelle, et des cellules épithéliales qui sont les éléments mâles. L'ovule se conjugue soit directement lui-même, soit par ses produits avec une ou avec toutes les cellules épithéliales. L'influence exercée par l'élément femelle sur ces cellules « est probablement une stimulation nutritive résultant de l'absorption du premier par la cellule avec laquelle il s'est conjugué ». Le noyau seul de l'ovule demeure sous la forme d'une petite masse graisseuse appliquée à la surface des faisceaux spermatiques mûrs (Plagiostomes, Amphibiens). Chez les Mammifères, les choses se passent autrement. L'ovule, l'élément femelle, disparaît tout entier en effet avant l'établissement de la spermatogénèse. « Peut-être, se demande Balbiani, pourrait-on voir dans cette disparition un phénomène d'absorption des éléments femelles par les cellules épithéliales, phénomène analogue à ce qui a lieu chez les Plagiostomes, mais survenant à une époque plus prématurée de l'évolution de la glande mâle. »

Il y aurait de la sorte un véritable hermaphrodisme de la glande génitale mâle des Vertébrés. « Nous entendons par là la réunion des deux sortes d'éléments sexuels dans un même organe, voire même dans une seule capsule testiculaire, ce qui constitue un état de la glande que l'on peut caractériser par le nom d'*hermaphrodisme histologique* pour le distinguer de l'hermaphrodisme ordinaire ou *morphologique*, résultant de la réunion des organes génitaux des deux sexes sur un seul individu. Il nous reste à démontrer maintenant l'existence de conditions analogues dans la glande génitale

femelle, c'est-à-dire l'adjonction à l'œuf contenu dans les follicules ovariens d'un corps particulier qui joue le rôle d'élément mâle non seulement au point de vue anatomique, mais aussi au point de vue physiologique » (*loc. cit.*, p. 252 et suiv.). Cet élément mâle du produit sexuel femelle, de l'œuf, Balbiani le trouve dans la vésicule embryogène (découverte par V. Wittich dans l'œuf des Araignées) à laquelle il a laissé son nom.

Nous empruntons à la théorie de Balbiani son élément femelle ou ovule du testicule, quoiqu'en lui donnant une autre constitution morphologique et une autre attribution physiologique. Mais nous rejetons l'idée de la signification mâle de la vésicule embryogène de l'œuf, tout aussi singulière que celle de l'opposition sexuelle faite par Sabatier entre le noyau et le protoplasma.

En somme nous voyons que, des théories exposées ci-dessus, une seule, celle de Sabatier, a la forme complète que nous paraît devoir prendre la bonne solution de notre problème [1]. Mais nous avons dit aussi que les faits qui forment les bases de cette théorie sont trop gravement compromis pour que nous ne cherchions pas à l'asseoir sur d'autres fondements.

1° *L'élément femelle du testicule chez les Mammifères.*

Appliquons la théorie de Sabatier, qui est donc aussi celle que nous adoptons, à l'un des exemples les mieux connus, celui de la spermatogénèse ou plus exactement de l'évolution du testicule chez les Mammifères, et prenons cette évolution à son début, c'est-à-dire à l'époque de la glande génitale indifférente.

La glande génitale indifférente a pour première ébauche un épithélium germinatif constitué de cellules épithéliales toutes semblables.

Dans cet épithélium paraissent ensuite les grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux qui sont des cellules-filles des cellules précédentes et qui résultent de la différenciation de ces cellules-filles, comme le montrent les formes intermédiaires que l'on peut

1. Quand nous avons songé à donner à ce problème une solution conforme à celle que Sabatier a fournie, nous ne connaissions que l'essence même de la théorie de Sabatier, et nous ignorions les termes dans lesquels il avait présenté son idée de la polarité et de la neutralité sexuelles, et celle aussi de la sexualité variable. Si notre interprétation d'ailleurs, devancée par les inductions de Sabatier, desquelles elle procède directement, et par celles aussi de van Beneden et de Balbiani auxquelles elle a des emprunts à faire, perd par cela même de son originalité, cette perte est amplement compensée par la sécurité que lui garantissent des noms aussi remarqués en morphologie sexuelle que ceux des auteurs précités.

trouver entre les œufs primordiaux et les cellules épithéliales. Ces œufs primordiaux méritent bien réellement à cette époque le nom qu'on leur donne, car ce sont de véritables œufs; ils en ont la figure et aussi les propriétés éminemment reproductrices, comme en témoignent les nombreuses divisions dont ils sont le siège; ce sont donc des formes cellulaires reproductrices des éléments de la glande génitale. Ces cellules reproductrices de la glande génitale sont très répandues dans le règne animal au début de la formation de cette glande (Hamann, *92*); d'autre part elles sont assez exactement localisées à la région génitale de l'embryon; elles revêtent donc un caractère génital bien net. Toutefois la localisation des œufs primordiaux n'est pas absolument précise; mais l'aptitude des éléments embryonnaires à la différenciation en œufs primordiaux diffuse en quelque sorte hors des limites de la région génitale, puisque l'on peut trouver des œufs primordiaux dans les parties voisines de la glande femelle, dans la racine du mésentère par exemple, dans l'éminence germinative qui donne naissance au canal de Müller, comme Nagel et nous-même avons pu le constater, et jusque dans l'épithélium des canalicules wolffiens. Les ovules primordiaux se divisent activement et donnent naissance à des cellules semblables à eux-mêmes, d'où résultent des nids d'œufs primordiaux, comme Semper [1] l'a constaté pour les Plagiostomes, Semon [2] pour le Poulet; ils peuvent aussi peut-être engendrer des cellules épithéliales ordinaires.

Plus tard, au-dessous de l'épithélium germinatif, constitué comme nous venons de le voir, le stroma de la glande génitale s'est différencié et a pris des caractères identiques à ceux de l'épithélium germinatif dont il était primitivement issu. Nous n'insisterons pas sur ce processus que nous avons en partie décrit ailleurs [3], conformément à la manière de voir de Laulanié, défendant par conséquent l'idée de l'autodifférenciation des tubes séminifères dans un stroma primitivement uniforme (Sernoff et Smiegelow), et de plus ajoutant que l'ébauche des tubes séminifères y paraissait avec des caractères identiques à ceux de l'épithélium germinatif (Laulanié) [4]. Cette autodifférenciation n'a plus rien d'étrange aujourd'hui que nous savons

1. *Loc. cit.*, 43.
2. Semon, *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jenaische Zeitschrift*, 1888.
3. *Internat. Monatsschrift für Anat. und Phys.*, VI.
4. Laulanié, *Sur l'origine commune et le rôle variable de l'épithélium germinatif et des cordons sexuels dans l'ovaire.* (*Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 13 janvier 1888.)

que les cellules mésenchymateuses, entrant dans la constitution du stroma de la glande génitale, sont sans doute issues du mésoblaste de la région, c'est-à-dire de l'épithélium germinatif et par suite pourront avoir la même évolutilité et présenter les mêmes différenciations que cet épithélium lui-même [1].

Les tubes séminifères rudimentaires, encore à l'état d'ébauches pleines, de cordons sexuels, contiennent les deux formes de cellules que déjà nous avons trouvées au stade précédent dans l'épithélium germinatif, c'est-à-dire des cellules épithéliales d'une part, des grandes cellules sexuelles ou œufs primordiaux d'autre part. Les unes et les autres sont en état d'activité proliferatrice incessante, les grandes cellules sexuelles surtout.

Plus tard, dans le testicule d'embryons âgés ou d'animaux jeunes, nous avons décrit les phénomènes suivants. « Les grandes cellules sexuelles ont à peu près disparu, soit par dégénérescence, soit après avoir donné naissance à des cellules-filles. Il est difficile de dire au juste ce que sont ces cellules issues des grandes cellules sexuelles, si elles sont de simples cellules épithéliales, ou de ces éléments que nous avons nommés cellules préséminifères. En tout cas, il est certain qu'après cette phase où se fait l'unification des éléments du tube séminifère, les cellules épithéliales représentent seules le contenu cellulaire du canalicule. D'accord avec M. Balbiani, nous pensons que les cellules épithéliales devront suffire à elles seules à la différenciation de tous les éléments du testicule jeune, puis adulte » (*loc. cit.*, p. 50).

Benda (*28*) s'exprime à son tour en ces termes sur cette question. Les divisions cellulaires s'observent abondamment dans la période qui s'étend depuis le dix-septième jour chez le Lapin et depuis la sixième semaine chez l'Homme jusqu'à la puberté; ces divisions frappent les deux sortes d'éléments; on peut en effet distinguer les formes en division et les rapporter à chacune des deux sortes d'éléments cellulaires [2]. « Tandis que les cellules sexuelles peuvent

1. *Remarque à propos de la constitution de la glande génitale indifférente et de l'histogénèse du tube séminifère. Comptes rendus de la Société de Biologie*, 1890.

2. Que Benda nous permette à ce propos une légère rectification. Il dit en effet (29, p. 129) : « *Prenant der.... jene fortlaufende Reihe von Zelltheilungen übersehen hat, spricht von solchen erst da, wo er sie als Vorboten der Pubertät, als Versuche* (tâtonnements) *der Funktion ansicht* ». J'ai dit cependant (*loc. cit.*, p. 40) : « La karyokinèse s'observe, non seulement sur les grandes cellules sexuelles, mais encore sur les cellules épithéliales ». J'ai représenté (fig. 12) de ces karyokinèses, quoique d'une façon bien imparfaite au point de vue cytologique, je le reconnais bien volontiers.

encore exister en aussi grand nombre et sous la même forme qu'à la période précédente, la deuxième espèce cellulaire, que j'ai jusqu'ici appelée épithéliale, a disparu du canalicule, du moins sous la forme que nous lui connaissions jusqu'alors. A sa place existent dès maintenant, dans la paroi, des éléments larges, limités sur les côtés seulement, pourvus d'un gros noyau vésiculeux et d'un gros nucléole, et dont le corps cellulaire se dissocie au delà du noyau en un faisceau fibrillaire serré, un peu confus, mais irradié généralement vers la lumière du tube, et se terminant en dedans d'une façon diffuse. Nous avons devant nous l'image de la cellule pédieuse du testicule en activité. Il est indubitable que ce sont les cellules épithéliales qui ont subi cette transformation... Dès maintenant seulement commencent des multiplications cellulaires abondantes et celles-ci n'intéressent plus que les éléments ayant la forme de cellules sexuelles; sur les cellules pédieuses on ne peut jamais plus observer de phénomènes de prolifération. »

Benda nous dit bien d'où dérivent les cellules pédieuses qui ne sont que des cellules épithéliales transformées. Mais d'où viennent ses « éléments ayant la forme de cellules sexuelles » (*Geschlechtszellenartige Elemente*)? Y a-t-il ou non dans le tube séminifère jeune, suivant Benda, deux sortes de cellules?

Nous lisons maintenant dans Hermann (*37*, p. 432) : Les cellules folliculeuses (épithéliales) du testicule de la Souris nouveau-née l'emportent numériquement sur les spermatogonies (ovules mâles ou cellules sexuelles); les cellules folliculeuses sont plus nombreuses aussi dans le testicule des jeunes animaux que dans le testicule adulte. Les noyaux de ces cellules folliculeuses présentent la formation nucléolaire caractéristique des cellules pédieuses. Mais, tandis que les noyaux des cellules pédieuses n'ont qu'un gros nucléole, dans les cellules folliculeuses jeunes on en observe trois ou quatre plus petits [1]. Les spermatogonies (œufs primordiaux) n'offrent pas les vrais nucléoles, colorables par la safranine, caractéristiques des spermatogonies du testicule adulte. Ce stade, qui s'observe chez la Souris nouveau-née, dure un certain temps. Après quoi commence une phase qui est celle des premiers débuts de la puberté. Les

1. Je ferai remarquer à Hermann que j'ai indiqué et figuré ce caractère (p. 49, fig. 1, 3-13, *loc. cit.*). Il n'a toutefois pas une grande importance; car on peut trouver des cellules folliculeuses à 1 nucléole (fig. 13, *e*) et d'autre part des cellules pédieuses à 1 — 4 nucléoles (fig. 13, *f* — *i*).

divisions des spermatogonies n'avaient produit jusqu'alors que des cellules-filles semblables aux cellules-mères; mais dès lors il se fait une couvée cellulaire qui diffère en plusieurs points de la cellule-mère.

Les cellules-filles sont plus petites que les cellules-mères; elles ont de vrais nucléoles et présentent en somme tous les caractères des spermatogonies de l'adulte. En même temps, le nombre relatif des cellules de l'une et de l'autre sorte est inverti. Ce sont les cellules folliculeuses qui sont à présent le moins nombreuses. En même temps aussi ces cellules folliculeuses sont repoussées à la périphérie par la prolifération des spermatogonies; leurs nucléoles se confondent en un nucléole unique plus gros. Elles deviennent en somme des cellules pédieuses [1].

Hermann en somme maintient dans le testicule jeune la dualité

1. L'auteur montre ensuite que le premier processus de la spermatogénèse, c'est-à-dire le processus régénérateur des éléments séminaux, qui précède la différenciation des spermatides en spermatozoïdes, et qui commence par la formation des spermatogonies pour se terminer par la production de spermatides, que ce processus donc est terminé chez l'animal jeune. Il se compose d'une série d'étapes à chacune desquelles se constitue une des générations cellulaires qui forment la lignée séminale : d'abord des spermatogonies, puis des spermatocytes, enfin des spermatides.

Nous ferons remarquer que nous avons décrit et représenté ces différentes étapes, avec moins de perfection cytologique que Hermann, mais d'une façon plus complète (*loc. cit.*, fig. 17, 19, 20, 28), puisque nous avons figuré le stade de la formation des spermatides mêmes. Nous avons fait plus que Hermann, et c'est ce qui distingue nos résultats des siens; nous avons montré que les différentes formes cellulaires présentées dans ces étapes successives, si elles ressemblent aux diverses formes (cellules germinatives ou spermatogonies, cellules séminifères ou spermatocytes, nématoblastes ou spermatides) que présente le tube séminifère adulte, en diffèrent absolument par leur évolution, par leur destinée. Aussi avons-nous cru devoir les distinguer des cellules correspondantes de l'état adulte par le préfixe *pré*, et parler de cellules prégerminatives, de cellules préséminifères, de prénématoblastes; nous avons appelé préspermatogénèse l'ensemble des phases où ces cellules se forment. « En effet les cellules germinatives de l'adulte s'emploient toutes à devenir cellules séminifères; tel est leur sort commun. Les cellules prégerminatives ne sont pas nécessairement produites pour ce but; elles l'atteignent, si elles peuvent, et sinon elles dégénèrent. Les cellules préséminifères de même ne forment chez l'animal jeune des prénématoblastes que d'une manière toute contingente; le plus souvent elles sont détruites avant d'avoir rien pu produire. Les prénématoblastes sont dans le même cas; tôt ou tard, ils dégénèrent; ils ne peuvent se transformer en spermatozoïdes, c'est-à-dire en éléments définitifs. L'ensemble des phénomènes de transformation de ces éléments préformés les uns dans les autres constitue une période que l'on pourrait appeler préspermatogénèse. Dans cette période, après une série d'efforts, dans chacun desquels le tube séminifère conquiert un à un les éléments semblables à ceux qu'il aura quand il sera mûr, et monte un à un les échelons qui le conduiront à l'état adulte, le testicule s'est préparé, s'est essayé, comme pour atteindre, mais en vain, le but, la formation de spermatozoïdes (*loc. cit.*, p. 59). »

Pour en finir avec les revendications que m'obligent de faire les travaux de Hermann, je dirai que cet auteur prétend que Benson seul avant lui a pu trouver le « noyau accessoire » dans les spermatocytes des Mammifères, et il croit être le seul à avoir

cellulaire qu'il trouve dans le testicule adulte, et admet que les cellules folliculeuses du premier deviennent les cellules pédieuses du second, et d'autre part que les spermatogonies (cellules sexuelles ou ovules mâles) du premier produisent les spermatogonies, c'est-à-dire le premier terme de la lignée séminale du second.

Comme Benda, comme Hermann, nous avons reconnu la transformation des cellules épithéliales ou folliculeuses en cellules pédieuses, que nous avons appelées cellules nucléolées (*loc. cit.*, p. 48 et 49, et Conclusions [1]). Mais contrairement à eux, nous n'avons pas réussi à voir, au moment où vont se constituer les premières cellules séminales (c'est-à-dire les spermatogonies ou cellules germinatives), les « éléments de forme sexuelle » de Benda ou spermatogonies jeunes de Hermann, les ovules primordiaux ou grandes cellules sexuelles en d'autres termes. Nous n'avons donc pas pu constater que ces éléments fournissent par division les cellules séminales proprement dites. Benda et Hermann sont d'ailleurs peu explicites sur ce point [2].

Nous admettons donc que ce sont les cellules épithéliales qui, à un moment donné, engendrent tous les éléments du tube séminifère, aussi bien les cellules nucléolées ou pédieuses que les cellules séminales; tous ces éléments donc sont d'une seule sorte.

La cellule pédieuse du testicule adulte, l'élément énigmatique dont nous cherchons la signification, est une sorte d'ovule primordial; elle en a l'aspect, avec son noyau clair et volumineux et son nucléole caractéristique.

montré que c'est seulement à la phase spermatocytique que cette formation apparaît. J'ai cependant fait autant et même plus; car j'ai montré que non seulement dans le testicule adulte mais encore dans le testicule jeune c'est précisément dans les spermatocytes que le noyau accessoire fait son apparition. « Les cellules prégerminatives et germinatives de l'adulte, ai-je dit (*loc. cit.*, p. 56), sont pareilles.... Les cellules préséminifère et séminifère se ressemblent tout autant. Elles se caractérisent toutes deux par l'existence dans le protoplasma d'un et même deux corps particuliers » (voir fig. 15 et 16).

1. Hermann a été beaucoup plus loin que Benda et nous dans la démonstration des ressemblances des cellules folliculeuses avec les cellules pédieuses et dans l'étude de la transformation des unes dans les autres. Il a fait voir, en effet, dans de fort belles figures, que le nucléole unique de la cellule pédieuse a la même structure que chacun des nucléoles de la cellule folliculeuse, et même il a montré qu'il résulte de la confluence de ces derniers.

2. Hermann, qui attache, comme on peut le voir, d'après la note précédente, une grande importance à l'identité de structure du nucléole, a même noté que les spermatogonies de l'animal jeune diffèrent des spermatogonies de l'adulte qui en dérivent par la constitution de leur nucléole, tandis que les premiers n'ont qu'un ou plusieurs fragments chromatiques.

En définitive, nous pensons que l'on peut se représenter de la façon suivante l'évolution des éléments de la glande génitale. Il y a des cellules épithéliales morphologiquement indifférentes et réellement épithéliales jusqu'aux approches de la puberté. Par différenciation de certaines de ces cellules ou plutôt de quelques-unes de leurs cellules-filles, se forment des éléments qui ont la figure d'œufs à noyau nucléolé (œufs primordiaux). Ces éléments fonctionnent pendant quelque temps comme cellules reproductrices génitales et produisent d'autres cellules semblables à elles-mêmes (nids d'œufs primordiaux), et peut-être aussi mais avec doute des cellules épithéliales ; à mesure que l'embryon avance en âge, l'activité prolifératrice des ovules primordiaux diminue, ainsi qu'en témoigne la rareté de plus en plus grande des figures cinétiques dont ils sont le siège ; leur vitalité est aussi devenue moindre, et l'on voit ces ovules subir des phénomènes de dégénérescence et s'atrophier. En tout cas, il arrive un moment où il n'y a plus dans le tube séminifère que des cellules épithéliales. Celles-ci, en même temps qu'elles s'essayent à donner naissance à une lignée séminale, et qu'elles manifestent ainsi par leurs produits un état de différenciation sexuelle que l'on ne pouvait leur soupçonner jusqu'alors, forment d'autre part une dernière fois des cellules nucléolées, des œufs primordiaux en réalité, qui persisteront jusqu'à la fin de la période spermatogénétique de la vie sans plus jamais se diviser, ainsi que Sertoli et d'autres après lui l'ont fait observer.

Ce n'est que quand cette période est terminée, chez de vieux animaux, ou si elle est momentanément interrompue, pour cause d'alimentation insuffisante par jeûne ou par maladie, que peut-être les cellules nucléolées récupèrent leur vitalité et leurs aptitudes reproductives, et se divisent pour régénérer les éléments disparus du tube séminifère ; mais les observations faites sur ce point demanderaient, croyons-nous, à être complétées.

Dans cette évolution dont nous venons de dérouler les phénomènes essentiels, ce qui nous frappe surtout, c'est la reproduction à différentes reprises, déjà notée par nous (dans le travail que nous avons plusieurs fois cité), d'une forme cellulaire nucléolée, ovulaire (œuf primordial), sinon identique du moins très semblable à elle-même aux différentes phases de la vie ; c'est aussi l'affaiblissement progressif de la puissance reproductrice de cet élément et la disparition brusque de cette puissance à l'époque de la puberté. C'est

d'autre part, pendant toute la période embryonnaire et jeune, la constitution indifférente de la plupart des éléments du testicule qui se conservent sous la forme de cellules épithéliales; et presque subitement dans une phase rapide de tentatives spermatogéniques, dans une courte préspermatogénèse, l'affirmation chez ces cellules d'un état de différenciation profonde, jusqu'alors fruste, mais se manifestant tout à coup par le caractère nettement séminal des éléments qu'elles viennent de produire. Il nous semblerait voir comme un antagonisme ou tout au moins un balancement entre les œufs primordiaux et les cellules épithéliales ou séminales, dans leur vitalité, leur différenciation, leur prolifération.

Comme maintenant nous voyons les cellules épithéliales produire, avant de disparaître du tube séminifère, des éléments séminaux, se transformer donc en éléments séminaux, nous leur reconnaissons un caractère sexuel mâle. Et nous donnons à l'autre élément, à l'œuf primordial du testicule impubère et à la cellule pédieuse du testicule mûr, le caractère sexuel femelle. Nous en faisons l'élément femelle du testicule, dont l'élimination par voie de division cellulaire, la seule cytologiquement possible, permet aux autres éléments de la glande, aux cellules épithéliales, de se différencier sexuellement.

Il importe de faire bien comprendre comment nous entendons ce terme « élément femelle ». Nous lui donnons d'abord une valeur phylogénétique, en le considérant comme étant vraisemblablement l'élément femelle de la glande hermaphrodite demeuré dans celle-ci lors de sa transformation en glande unisexuée.

Ontogéniquement nous ne lui reconnaissons qu'une signification femelle toute relative.

Elle est relative, en ce que nous n'accordons au terme « élément femelle » que la valeur d'une différence. Nous ne voulons pas dire en effet que l'élément sexuel femelle provient de la différenciation femelle d'une cellule primitivement indifférente. Mais comme les cellules épithéliales deviennent mâles en prenant le type séminal, et que nous partons d'un stade indifférent, ce qui reste du complexus cellulaire de la glande génitale doit être forcément considéré comme femelle, encore que les caractères femelles de ce résidu sexuel n'arrivent jamais à se manifester, encore que l'élément femelle ne donne jamais, si l'on peut dire, de preuves de son sexe.

Ici se pose la question de savoir à quel moment de l'ontogénèse l'élément femelle peut passer pour l'être le plus. S'il y avait dans l'ontogénèse, comme il y a eu dans la phylogénèse, différenciation libre d'un élément absolument femelle, il est clair que c'est à la puberté que nous devrions trouver les caractères femelles les plus accentués. Il faudrait en effet penser que ce qui a lieu pour les éléments mâles, c'est-à-dire une différenciation sexuelle progressive, se passe aussi pour l'élément femelle. Bien plus, nous ne pourrions songer à soutenir que l'élément femelle, la cellule du testicule adulte, est sexuellement égal à l'œuf primordial de la glande génitale indifférente; car cette égalité impliquerait une contradiction, puisqu'elle ferait l'élément indifférent et l'élément femelle sexuellement de même valeur. Mais comme la valeur de notre élément femelle n'est que relative à celle de la cellule mâle, et qu'elle n'est qu'une différence, il en résulte qu'ontogénétiquement plus les éléments mâles seront mâles, moins aussi l'élément femelle sera femelle.

Nous croyons que ce n'est pas là une simple déduction de l'esprit, mais que la preuve expérimentale en peut être fournie, que l'on peut montrer l'effacement progressif du féminisme de l'élément femelle. La forme ovulaire est une forme cellulaire reproductrice. L'élément femelle de l'ovaire, l'œuf, ne prend cette forme avant d'être fécondé que comme par avance, et parce qu'une fois conjugué avec le spermatozoïde cet œuf devra être la cellule-mère reproductrice des cellules embryonnaires. Or la forme ovulaire, nous la retrouvons dans l'élément femelle du testicule; elle est consacrée par le terme d'œuf primordial appliqué à l'élément femelle des stades embryonnaire et jeune; elle se retrouve à l'état adulte dans la cellule pédieuse où Hermann a indiqué des détails de constitution nucléolaire qui sont communs à cette cellule et aux œufs de la femelle. Avant l'époque de la maturité sexuelle, le caractère femelle saute aux yeux et l'expression d'œuf primordial vient aux lèvres; à la maturité ce caractère femelle demande à être cherché de très près, et quand il s'agit de l'affirmer on hésite. La puissance reproductrice caractéristique de tout élément femelle, de tout œuf, ne manque pas non plus à l'élément femelle du testicule; et elle s'affaiblit avec l'âge tout aussi bien que se perd la forme typique. Ainsi donc le caractère femelle de l'élément féminin du testicule est d'autant plus accentué que l'on s'adresse à une pé-

riode moins avancée de l'évolution ontogénique, où par conséquent la différenciation mâle est réciproquement moins complète ; ce caractère sera donc le moins manifeste au moment de la spermatogénèse.

Ces considérations sont en harmonie avec l'idée que l'on doit se faire des moyens de différenciation dont disposent les éléments cellulaires. Les différenciations, comme tous les phénomènes de la vie cellulaire, sont soumises aux conditions de nutrition des cellules. On peut penser alors que la différenciation sexuelle la plus précoce, celle de l'élément femelle, dans le cas du testicule, est aussi celle qui a le moins de chances d'aboutir, pour des raisons de nutrition. Aussi les éléments femelles, les œufs primordiaux, sont-ils sexuellement stériles; ce sont en effet les premiers qui ont paru. Il faut attendre au contraire la puberté pour avoir la formation caractéristique des spermatides et des spermatozoïdes.

La sexualité mâle d'un individu ne lui est acquise ni tout à coup ni tout d'un coup; il ne devient pas subitement mâle, et il ne conquiert pas toute sa sexualité à la fois. Mais à mesure de l'élimination des œufs primordiaux ou éléments femelles, le caractère mâle des éléments épithéliaux demeurés en place se purifie. Ces éléments se différencient sexuellement d'une façon durable mais lente, tandis que la différenciation rapide des cellules femelles n'est qu'éphémère. Tel est le processus de maturation du produit sexuel employé dans le cas mâle; il n'y en a peut-être pas d'autre à chercher.

Nous avions exprimé antérieurement déjà cette idée que la maturation des spermatozoïdes s'acquiert peu à peu à travers les longues étapes de l'histogénèse testiculaire : « La maturation des spermatozoïdes n'est d'ailleurs pas nécessairement, comme celle de l'œuf, un phénomène de la dernière heure, précédant immédiatement ou accompagnant même la fécondation. C'est qu'en effet le spermatozoïde a été constitué à la suite des divisions répétées d'une cellule-mère séminale primordiale en cellules spermatiques; puis chacune de celles-ci, en subissant une série de différenciations, est devenue un spermatozoïde. Dans le premier temps de la spermatogénèse, plusieurs étapes successives de la maturation ont pu être franchies par les diverses générations cellulaires desquelles le spermatozoïde descend. On est autorisé à croire que lors de la division cellulaire, il se fait une élimination de certaines parties

du noyau, etc. [1]. » On voit toutefois par la dernière phrase précitée, que nous faisions consister la maturation, c'est-à-dire en somme la différenciation sexuelle des éléments séminaux, en des phénomènes d'expulsion de parties de cellules; tandis qu'elle s'obtient, pensons-nous aujourd'hui, au moyen de l'élimination, par voie de division cellulaire, de cellules entières hors du complexus cellulaire de la glande génitale.

L'hypothèse de l'existence de l'élément femelle du testicule exclut-elle l'idée de toute utilisation de cet élément comme cellule de soutien ou comme cellule nourricière? Nullement. Nous pensons même qu'un pareil rôle doit exister, puisque la cellule femelle du testicule, si elle était privée de toute fonction, aurait dû disparaître [2]. C'est ce que nous vérifierons peut-être chez un certain nombre d'animaux où cette cellule fait en effet défaut.

Voici maintenant comment nous nous représentons, grâce à l'hypothèse exprimée ci-dessus, la constitution de la glande génitale et sa différenciation sexuelle.

Dans toute glande génitale indifférente, dans tout testicule ou ovaire jeune, dans tout testicule ou ovaire adulte, nous avons deux formes de cellules, des petites et des grandes. Ces cellules, bien que de formes différentes, sont morphologiquement d'une seule sorte, parce qu'elles ont une origine commune. Physiologiquement elles sont différentes, et c'est à cette différence de fonction que répond la diversité de formes; dans la glande en activité sexuelle, ce seront en effet tantôt les petites, tantôt les grandes, qui seront l'élément essentiel, sexuellement nécessaire, tantôt les petites, tantôt les grandes qui seront sexuellement accessoires. Dans le testicule, les petites sont essentielles (cellules épithéliales du testicule embryonnaire et jeune, cellules séminales du testicule adulte), les grandes sont accessoires (œufs primordiaux du testicule embryonnaire et jeune, cellules pédieuses du testicule adulte). Dans l'ovaire, les grandes sont essentielles (ovules de l'ovaire jeune, œufs non mûrs de l'ovaire adulte); les petites sont accessoires (cellules folliculeuses).

1. *Éléments d'embryologie de l'Homme et des Vertébrés*. Paris, Steinheil, 1891, p. 11 et 12.

2. Nous sommes disposé à reconnaître à cette cellule un rôle plutôt nutritif que protecteur. Plusieurs auteurs (Mihalkovics, Brissaud, Biondi et nous-même) ont en effet fait voir que le système de soutien admis par Merkel et d'autres n'existe pas. Au contraire on n'a encore produit aucune preuve sérieuse, croyons-nous, contre l'hypothèse de la fonction nutritive de la soi-disant cellule de soutien.

A la différence de forme correspond une inégalité numérique; les petites cellules sont beaucoup plus nombreuses que les grandes; les cellules accessoires l'emportent donc numériquement sur la cellule essentielle dans le cas de l'ovaire; dans le cas du testicule, les cellules essentielles sont au contraire de beaucoup le plus nombreuses. Faut-il rappeler la rareté des ovules et la multitude des cellules folliculeuses, inversement mettre le grand nombre de cellules séminales produites chez les Mammifères et mieux encore chez d'autres types, en regard d'une seule cellule folliculeuse accessoire? Comme l'a exprimé O. Hertwig dans son *Traité d'Embryologie* : « La dissemblance des cellules sexuelles mâle et femelle s'explique parce qu'il s'est fait entre les deux une division du travail, en rapport avec des rôles différents à remplir. La cellule femelle a pris pour fonction de pourvoir aux substances qui sont nécessaires pour la nutrition et l'accroissement du protoplasma cellulaire dans la marche rapide des processus embryologiques. C'est pourquoi elle a emmagasiné dans l'ovaire du matériel vitellin, destiné à servir de réserve pour l'avenir, et elle est devenue conformément à cela grosse et immobile. Mais comme maintenant l'union avec une deuxième cellule appartenant à un autre individu est nécessaire pour donner lieu à un processus embryologique, et que des corps immobiles ne peuvent se réunir, l'élément mâle, pour s'acquitter de ce deuxième rôle, a été modifié dans ce sens. Pour acquérir la mobilité qui lui permettra de s'unir avec la cellule ovulaire immobile, il s'est transformé en un filament contractile et s'est complètement libéré de toutes les substances, telles que le matériel vitellin par exemple, qui forment obstacle à ce but essentiel. » Ce que Hertwig dit de la raison d'être des dissemblances qui se sont produites entre le spermatozoïde et l'œuf, peut très bien s'appliquer encore à tous les éléments séminaux et ovulaires desquels le spermatozoïde et l'œuf dérivent.

On pourra donner le nom générique de cellule folliculeuse à l'élément accessoire, celui de cellule sexuelle à l'élément essentiel; on pourrait aussi se servir des expressions de cellule végétative et de cellule germinative proposées par Benda (*28*) pour désigner respectivement l'élément folliculeux et l'élément sexuel.

2° *L'élément femelle du testicule dans quelques groupes de la série animale.*

Il nous reste à examiner un certain nombre de cas particuliers, afin de voir si l'hypothèse émise plus haut peut encore convenir dans ces différents cas.

Batraciens et Sélaciens. — A propos des Batraciens et des Sélaciens, une objection à notre manière de voir se dresse immédiatement. Que sont les ovules mâles qui chez ces animaux donnent naissance aux cellules séminales? Ne doivent-ils pas être comparés aux ovules femelles de l'ovaire? Et alors la solution que nous proposions ne doit-elle pas être abandonnée?

Au début de la spermatogénèse de la Grenouille, dans la période préparatoire du rut de printemps, on trouve (Duval, Swaen et Masquelin) des cellules granuleuses ou folliculeuses, et des ovules mâles ou spermatogonies. F. Hermann dans la portion régénératrice du testicule de la Salamandre adulte retrouve les mêmes éléments. Les cellules granuleuses ou folliculeuses sont nos éléments femelles dans le testicule des Batraciens, et les ovules mâles ou spermatogonies sont les éléments mâles. Il est certain, pour ce qui concerne les cellules folliculeuses, qu'elles se trouvent ici dans les mêmes relations vis-à-vis des éléments séminaux que les cellules pédieuses des Mammifères, et que ce que nous avons dit de celles-ci peut s'appliquer aux autres. Faut-il maintenant que les ovules mâles du testicule des Amphibiens, sous prétexte qu'ils portent le nom d'ovules comme les ovules femelles de l'ovaire, leur deviennent identiques? Non; car, conformément à la définition que nous avons donnée plus haut du sens du mot ovule, en considérant l'ovule comme une cellule reproductrice, nos ovules mâles deviennent des cellules reproductrices mâles. Chaque ovule mâle en effet renferme en lui toute la lignée des éléments séminaux, qui va voir le jour dans la spermatogénèse prochaine. Une cellule pouvant être jugée tant par la considération de sa destinée que par celle de son origine, tant par ses produits que par ses parents, nous pouvons dire que l'ovule mâle n'est qu'une pluralité d'éléments séminaux contenue en puissance dans une forme cellulaire unique. Quant à la cause qui

fait que les éléments séminaux chez les Batraciens sont concentrés en une cellule unique, elle nous échappe. Mais il faut bien reconnaître seulement que les conditions de la production spermatique sont ici tout autres que chez les Mammifères. Chez ceux-ci l'évolution du testicule ne s'interrompt jamais et marche progressivement depuis la vie embryonnaire jusqu'à l'époque de la vie sexuelle. Chez les Batraciens, il n'en est plus de même, et, à chaque spermatogénèse, c'est pour ainsi dire un recommencement de l'état embryonnaire de la glande génitale, et même de la vie sexuelle de l'animal.

Chez les Sélaciens, les ovules mâles comportent la même interprétation que chez les Batraciens.

Remarquons encore que, chez les uns et les autres, Duval, Semper, G. Herrmann, ont vu des intermédiaires entre les cellules folliculeuses et les ovules mâles, ou même soutenu que les premières se transforment pour donner les seconds. Ne sommes-nous pas ici en un stade identique à celui que l'on trouve dans le tube séminifère des jeunes Mammifères, alors que les cellules épithéliales de ce tube, identiques aux cellules folliculeuses de l'ampoule des Batraciens et des Sélaciens, vont différencier des éléments séminaux, là les cellules séminales, ici des ovules mâles, tandis que les autres produits de la multiplication de ces cellules épithéliales ou folliculeuses deviendront ici la cellule folliculeuse définitive des Batraciens et la cellule basilaire des Sélaciens, là la cellule pédieuse des Mammifères?

Observons enfin que dans les plus jeunes ampoules séminifères des Sélaciens, G. Herrmann, Swaen et Masquelin ont trouvé déjà présentes les deux formes de cellules. La précocité de ces différences morphologiques parle bien en faveur d'une haute signification.

Arthropodes. — Ici le noyau-satellite ou cystique représente l'élément femelle du testicule. Comme dans les cas précédents, cet élément est formé de très bonne heure et résulte de la division de la première cellule-mère elle-même (V. La Valette Saint-George, Gilson), ce qui plaide dans le même sens que le fait analogue que nous venons de constater chez les Batraciens et les Sélaciens. Gilson, qui se refuse à voir dans cette cellule un élément femelle, reconnaît tout au moins sa stérilité. Il ne peut toutefois lui attribuer la valeur que nous lui imposons; car, dit-il, le noyau-satellite, s'il était de nature femelle, ne devrait manquer nulle part, tandis qu'en réalité il fait souvent défaut. D'autre part, il y a des noyaux-satellites qui ne proviennent pas de la division du noyau d'une cellule-mère testi-

culaire, mais qui émanent du dehors. Nous examinerons plus loin le premier cas et le second en même temps. Celui-ci en effet nous paraît devoir rentrer dans le premier, ne considérant comme noyau-satellite justiciable de l'interprétation que nous avons adoptée, que celui qui provient certainement d'une cellule-mère du testicule, ou qui en dérive tout au moins vraisemblablement, aucun fait ne venant s'opposer à l'idée d'une telle origine.

Quant au plasmodium nourricier que Gilson trouve chez les Crustacés, il peut, aussi bien que la cellule-satellite distincte des Insectes, être considéré comme de nature femelle. Il est un agrégat de cellules femelles séparé de très bonne heure du complexus cellulaire qui forme le testicule.

Certains noyaux signalés par Stuhlmann et par W. Müller peuvent aussi être regardés comme femelles. L'observation de Verson tend à prouver que les deux formes d'éléments du testicule des Insectes ont une commune origine.

Enfin, le cas d'hermaphrodisme chez la Blatte, rapporté par Heymons, paraît venir à l'encontre de notre manière de voir, puisqu'ici l'auteur trouve d'une part des cellules épithéliales et des cellules génitales, et que celles-ci peuvent produire soit des œufs, soit des spermatozoïdes.

Mollusques. — Notre élément femelle se retrouve toujours; c'est le noyau principal, la cellule basale, que Duval et Platner ont vus dans le testicule en pleine activité fonctionnelle.

Mais comment expliquer les formes de spermatogonie, d'ovule mâle, que l'on trouve tout au début de la spermatogénèse? A cette question nous pourrions faire exactement la même réponse qu'à propos des ovules mâles des Batraciens et des Sélaciens, si les cas n'étaient passablement différents et s'il ne surgissait ici une difficulté. C'est que la spermatogonie ou ovule mâle des Mollusques existe avant toute différenciation de cellule folliculeuse ou femelle. Il faut donc admettre que cet ovule mâle est une forme cellulaire reproductrice absolument primordiale, un œuf primordial au sens exact qu'il convient de donner à ce mot, ni mâle ni femelle, mais indifférent.

Il nous reste à parler des phénomènes très intéressants de la spermatogénèse chez les Mollusques qui ont deux formes différentes de spermatozoïdes. Nous avons vu que les spermatozoïdes vermiformes ont été considérés comme représentant dans le tes-

ticule des Mollusques en question les œufs de la glande hermaphrodite. S'il en est ainsi : 1° nous ne devons pas trouver de cellules basales dans le testicule des Mollusques à spermatozoïdes bimorphes, mais à leur place les cellules-mères des spermatozoïdes vermiformes, c'est-à-dire des anciens œufs; 2° la marche du développement doit être comparable dans le cas de production de cellules basales dans la glande hermaphrodite d'un *Helix*, et dans celui de la formation de cellules-mères de spermatozoïdes vermiformes dans le testicule de *Paludina* ou de *Murex*. Or les observations de Koehler nous apprennent ce qui suit : 1° relativement au premier point, les cellules basales sont rares dans le testicule des *Murex*. Il n'est pas nécessaire d'ailleurs de constater l'absence complète de ces cellules basales; car, nous pouvons toujours supposer que la transformation de la glande hermaphrodite en testicule est en train de s'opérer, auquel cas l'on peut admettre que çà et là quelques cellules basales aient persisté; 2° sur le second point, Koehler dit que les cellules basilaires et les cellules-mères des spermatozoïdes vermiformes, sœurs les unes et les autres des spermatogonies ou cellules-mères des spermatozoïdes ordinaires, ont une semblable origine aux dépens de noyaux pariétaux. Les recherches de Koehler sont donc remarquablement favorables à notre manière de voir.

Tuniciers. — Dans ce groupe relevons l'observation de Maurice : le lobe testiculaire de *Fragaroides aurantiacum* formé par un épithélium extérieur enveloppant et par une masse interne de cellules-mères de spermatozoïdes. Et surtout notons l'interprétation qu'E. van Beneden et Julin ont imposée à cette disposition, considérant l'épithélium extérieur comme la couche folliculeuse d'un follicule ovarien. La comparaison histologique du testicule et de l'ovaire est ici faite; mais nous en renversons les termes, faisant de l'épithélium enveloppant le représentant du contenu du follicule ovarien, c'est-à-dire des œufs.

Vers. — Chez les Vers, nous trouvons deux dispositions principales. Tantôt, et c'est ce qui arrive le plus fréquemment, il existe à côté des éléments séminaux une formation, le cytophore, sur la nature et sur la constitution de laquelle on n'est pas d'accord. Tantôt, et plus rarement, il n'existe que des cellules séminales toutes fertiles. Nous examinerons ce dernier cas plus loin.

Quant à la première disposition, le cytophore a été considéré

généralement comme le représentant de la cellule accessoire, stérile, des autres types, des Vertébrés, des Mollusques par exemple. Jensen a, on peut le dire, fait rentrer de force le cytophore dans ce schéma général. Nous n'essaierons pas d'en faire autant de notre côté, et à notre tour de faire à tout prix du cytophore l'élément femelle du testicule des Vers. Nous nous y croyons autorisé pour les cas où l'on a trouvé un cytophore nucléé, ayant la valeur par conséquent d'un élément cellulaire. Mais pour ceux où le cytophore est anucléé, représenté par une masse protoplasmique granuleuse, nous en sommes réduit à des conjectures, et il serait à peine satisfaisant de penser que nous avons alors affaire à un cytophore nucléé, à un élément femelle, en voie de disparition. Nous croyons que de nouvelles observations, portant sur l'ensemble du groupe des Vers, sont nécessaires pour faire la lumière sur ce point.

Spongiaires. — La cellule recouvrante des Spongiaires, cellule-sœur de la cellule séminale primordiale (Polejaeff, Fiedler), prend nettement place, comme élément femelle du testicule, à côté de la cellule basilaire des Sélaciens, de la cellule pédieuse des Mammifères.

3° *Testicule sans élément femelle et ovaire sans élément mâle. Cas de l'Ascaris, des Arachnides, etc.*

Nous avons vu qu'il est des cas où l'élément femelle du testicule fait défaut et où la glande génitale mâle ne renferme bien certainement que des éléments mâles. Le testicule de beaucoup d'Arthropodes, celui des *Ascaris* en sont les meilleurs exemples.

Il est clair que, comme le testicule et l'ovaire doivent chez un animal donné être constitués selon le même plan, si chez l'*Ascaris* mâle nous ne trouvons pas de cellule femelle du testicule, réciproquement, symétriquement pour ainsi dire, nous devons nous attendre à ce que dans l'ovaire il n'y ait pas de cellule mâle, c'est-à-dire à ce que l'œuf ne soit pas entouré de cellules folliculeuses. Nous serions, s'il en était ainsi, en présence d'un cas d'ovogénèse et de spermatogénèse plus simple que ceux examinés plus haut. Cette disposition peut être d'ailleurs primitive et en se compliquant avoir conduit à celles que nous avons étudiées jusqu'alors, ou bien elle peut être le résultat de la simplification de ces dernières.

Or, chez l'Ascaris, nos prévisions sont exactes : l'œuf de l'Ascaris n'est pas entouré de cellules folliculeuses.

On peut tenter alors de rechercher si le fait se confirme pour d'autres types de la série animale. Malheureusement, s'il est facile de connaître si un œuf possède ou non une enveloppe, il n'est pas toujours aisé de savoir si cette enveloppe est réellement cellulaire et si elle a la valeur d'une membrane folliculeuse, c'est-à-dire si elle est formée de cellules épithéliales qui sont des cellules-sœurs de l'œuf. Il est plus difficile encore, à cause de l'imperfection de nos connaissances due à la difficulté de l'observation, de pouvoir affirmer si dans un testicule il existe ou non deux formes de cellules, dont une pourrait être considérée comme folliculeuse et par conséquent de nature femelle. Je n'ai qu'à rappeler à ce propos les obscurités dont est entourée la question du cytophore chez les Vers.

Néanmoins, nous présentons ci-dessous les résultats que nous a fournis l'examen de quelques types de la série animale.

I

	Pas d'élément femelle du testicule.	*Pas d'élément mâle de l'ovaire.*
Araignées.	Formation des spermatozoïdes à l'intérieur d'une métrocyte ; pas de cellule résiduale (Gilson).	Pas de follicule (Ludwig).
Acariens.	Pas de cellule résiduale (Gilson).	Pas de follicule (Ludwig).
Ascaris.	Cellules séminales sans élément femelle (O. Hertwig).	Ovule sans follicule.
Turbellariés et en général *Vers plats.*	Pas de cytophore ou au moins de cytophore nucléé (Bolles Lee, Jensen).	Ovule sans follicule.
Acanthocéphales.	Cellules toutes semblables et toutes fertiles (Hamann).	Ovule sans follicule (Saefftigen).
Echinodermes (sauf *Holothuries*).	Pas de cytophore (Jensen).	Pas de follicule (Ludwig).

II

	Élément femelle du testicule.	*Élément mâle de l'ovaire.*
Vertébrés.		
Insectes.	Noyau-satellite (Gilson).	Follicule seul ou follicule et cellules nutritives (Brandt).
Décapodes.	Plasmodium résidual (Gilson).	Cellules folliculeuses (Ludwig).
Sycandra *Spongilla.*	Cellule recouvrante (Polejaeff, Fiedler).	Œuf avec follicule (Polejaeff, Fiedler).

Le tableau précédent montre ainsi qu'il semble y avoir une loi de réciprocité dans la constitution histologique de l'ovaire et du testicule. Loin de nous, cependant, la pensée d'avoir voulu par les quelques exemples contenus dans ce tableau établir cette loi. Notre intention a été seulement d'indiquer qu'il y avait peut-être quelques recherches comparatives à faire dans cette direction.

Nous avons laissé de côté dans le tableau qui précède tous les cas douteux, soit à l'endroit de l'ovaire, soit à l'égard du testicule. C'est ainsi que nous avons négligé le cas des Annélides avec son cytophore testiculaire si mal connu. Rappelons seulement que plus haut déjà nous avons dit de l'existence du cytophore anucléé qu'on pouvait en faire une disposition intermédiaire entre la présence d'un cytophore nucléé, véritable élément femelle, et l'absence de toute formation cytophorale.

Enfin, nous devons citer des cas qui sont franchement contraires à la loi : celui des Mollusques gastéropodes par exemple où l'ovule est privé de follicule, tandis que l'élément femelle du testicule est représenté ; le cas aussi de *Pyrrhocoris apterus*, où d'après Henking toute cellule-satellite fait défaut dans le testicule, tandis qu'il existe des cellules folliculeuses dans l'ovaire.

4° Il nous faut maintenant examiner si l'hypothèse de l'élément femelle du testicule comparable à l'œuf de l'ovaire peut s'harmoniser avec les considérations théoriques qu'O. Hertwig (*94*) vient de développer dans un très remarquable travail sur la comparaison de la spermatogénèse et de l'ovogénèse chez les Nématodes et sur l'essence des phénomènes de la maturation et de la fécondation de l'œuf. Il nous faut voir, en outre, si la même hypothèse est conciliable avec l'existence des cas simples de constitution ovarique et testiculaire que nous venons de voir.

Qu'on nous permette de rappeler d'abord les principaux traits de la théorie de Hertwig.

Les globules polaires ne sont plus, dans la théorie de Hertwig, des éléments mâles éliminés par l'œuf, comme l'admettaient, dans leurs théories du remplacement, Balfour, S. Minot et E. van Beneden. Ce sont des œufs abortifs (Mark, Bütschli, O. Hertwig, Boveri), qui se forment par un dernier processus de division aux dépens de cellules-mères de l'œuf de la même façon que les cellules séminales aux dépens des cellules-mères séminales. Tandis que chez celles-ci, les produits de division sont tous employés comme

spermatozoïdes fécondants, un seul des produits de division de la cellule-mère de l'œuf devient l'œuf, en s'enrichissant de toute la masse vitelline aux dépens des autres produits, qui demeurent sous forme rudimentaire et sont les corpuscules directeurs (globules polaires). Si de telles cellules rudimentaires ne s'atrophient pas dans le développement, mais s'observent avec une aussi remarquable constance dans toutes les classes du règne animal et même dans des groupes du règne végétal, cela s'explique par la haute signification physiologique qu'a prise le dernier processus de division des produits sexuels. Il se distingue en effet de tous les autres processus de division, en ce que deux divisions s'y succèdent immédiatement sans stade de repos, sans état vésiculeux du noyau interposé, phénomène que l'on ne trouve nulle part ailleurs. C'est là le moyen le plus simple pour empêcher que par la fusion, effectuée dans l'acte de la fécondation de deux noyaux, il se fasse une addition de la substance chromatique et des éléments chromatiques les portant au double de la masse chromatique normale, caractéristique de chaque espèce animale. En effet, comme la masse nucléaire de la cellule-mère séminale et celle de la cellule-mère ovulaire, sitôt après leur première division, sont partagées encore une fois, avant d'avoir eu le temps de se recompléter par voie de nutrition dans l'intervalle de repos qui sépare deux mitoses, chacune de ces masses est partagée en quatre, et de la sorte chacune des cellules-petites-filles, par une véritable « division de réduction », ne contient que la moitié de la substance chromatique et des éléments chromatiques que renferme un noyau normal, après une division unique. Cet important phénomène de réduction dans la masse chromatique et même dans le nombre des éléments chromatiques du noyau spermatique et du noyau de l'œuf a été constaté par E. van Beneden (Ascaride) (*95*), par Carnoy (Arthropodes) (*96*), par Flemming (Salamandre) (*97*), mais surtout mis en évidence par Platner (Lépidoptères et Gastéropodes) (*98*) et par O. Hertwig (Ascaride) (*94*). Sans entrer dans le domaine du règne végétal, mais si nous sortons du groupe des Métazoaires, nous pouvons ajouter que, chez les Protozaires, Maupas (*99*) a également constaté la réduction au 1/4 de la chromatine des noyaux, préparatoire à la conjugaison.

Ainsi O. Hertwig rejette la théorie qui consiste à voir dans les globules polaires des parties éliminées de la cellule-mère de l'œuf,

c'est-à-dire de l'œuf non mûr, que cette élimination doive être considérée avec Balfour, S. Minot et E. van Beneden comme servant à expulser des parties mâles de l'œuf, ou qu'elle soit destinée, comme l'a voulu Weismann, à éloigner de l'œuf le plasma histogène ou ovogène pour n'y laisser que le plasma germinatif, et à réduire ensuite celui-ci, composé des plasmas ancestraux, pour permettre le remplacement de la moitié des plasmas ancestraux femelles par les plasmas ancestraux mâles apportés par le spermatozoïde. En un mot, les phénomènes de maturation de l'œuf n'existent pas. Il n'y a pas davantage de phénomènes de maturation du spermatozoïde.

Ainsi donc ce qui caractérise essentiellement la fécondation, avant l'acte même de la conjugaison des noyaux des produits sexuels, ce sont les phénomènes qui préludent à cette conjugaison, et qui la nécessitent pour ainsi dire.

En effet, quand une cellule se divise, elle lègue à chacune de ses deux cellules-filles la moitié de la substance chromatique contenue dans son noyau; chaque cellule-fille doit ensuite compléter jusqu'à l'unité sa teneur en substance chromatique.

Ici, au contraire, une cellule se divise deux fois de suite, et chacune des quatre cellules-petites-filles formées n'hérite que du quart de la chromatine, et par conséquent, sera à sa naissance deux fois moins riche en chromatine que ne l'est une cellule-fille. Cette cellule-petite-fille ne pourra égaler en richesse chromatique une cellule-fille qu'à la condition de s'unir à une autre cellule-petite-fille. Cette union est réalisée dans le phénomène de la fécondation. Pourvu que les cellules qui s'unissent soient moitié moins riches en chromatine que les cellules ordinaires, soit parce qu'elles sont directement petites-filles, soit pour toute autre raison, la fécondation pourra avoir lieu.

Si maintenant les deux cellules-petites-filles unies dans l'acte de la fécondation, le spermatozoïde et l'œuf mûr, renferment chacune un quart, leurs cellules-mères contiendront chacune une moitié et seront complémentaires l'une de l'autre, et leurs cellules aïeules possédant chacune une unité seront supplémentaires. Cet état supplémentaire des cellules aïeules, du spermatocyte et de l'œuf non mûr, est la conséquence nécessaire de tout ce qui précède. Et en remontant l'ontogénèse, il devra se maintenir dans les cellules-mères du spermatocyte et de l'œuf non mûr jusqu'à la première

cellule testiculaire et jusqu'à la première cellule ovarienne. Nous aurons alors : dans le testicule un élément unique, qui contiendra en puissance tous les éléments séminaux à venir, et que nous pourrons appeler $4\ m$; dans l'ovaire un élément unique F qui renfermera tous les œufs futurs; ces éléments seront supplémentaires l'un de l'autre et leur somme $4\ m + \mathrm{F} = 2$.

Ce cas est réalisé dans les dispositions histologiquement simples des glandes génitales de l'Ascaride. D'emblée la première cellule de l'ovaire et la première cellule du testicule sont ici des éléments supplémentaires, capables de donner naissance à des produits complémentaires l'un de l'autre, et par conséquent d'emblée elles seront sexuées. Dès l'origine aussi le testicule et l'ovaire seront des glandes sexuellement différenciées, ou plutôt il n'y aura pas de différenciation sexuelle. Si nous avons affaire à un hermaphrodite, la distinction des sexes ne sera pas poussée plus loin; mais dans le cas de répartition des sexes sur deux individus différents, dans le cas de dioecie en un mot, chez l'Ascaride par exemple, les deux individus seront dès le début supplémentaires l'un de l'autre et sexués. Mais supposons que nous mettions en présence deux individus dérivant chacun d'un hermaphrodite à formule génitale simple $4\ m + \mathrm{F}$, et ayant conservé chacun les deux éléments de cette formule. Nous aurons alors d'un côté, $4\ m + \mathrm{F}$, et de l'autre $4\ m + \mathrm{F}$ également; les éléments de cette formule seraient supplémentaires deux à deux et formeraient ainsi deux points de départ aboutissant chacun à deux éléments complémentaires et par suite à deux individualités nouvelles. Mais si nous supposons que, dans le premier membre de cette formule, $4\ m$ ne fonctionne pas, et que dans le second ce soit F', que maintenant nous désignions par le signe $'$ les éléments qui sont perdus fonctionnellement pour la glande, notre formule devient $4\ m' + \mathrm{F}$ et $4\ m + \mathrm{F}'$, ou, ce qui nous ramène au cas précédent, $\mathrm{F} + 4\ m$. Si, ce qui est conforme à la phylogénèse, nous admettons que les formes hermaphrodites ont précédé les formes dioïques, nous écrirons d'abord la formule de l'individu hermaphrodite : $(4\ m' + \mathrm{F}) + (\mathrm{F}' + 4\ m) =$ ovaire et testicule. La dioecie s'obtiendra ensuite en écrivant : $4\ m' + \mathrm{F} =$ individu femelle; $\mathrm{F}' + 4\ m =$ individu mâle. Telles seront les formules histologiques complexes des Gastéropodes pulmonés et des Vertébrés par exemple, par opposition aux formules histologiques simples d'un Ver plat ou d'un Ascaride. Il faudra que, s'il y a for-

mule complexe, celle-ci se simplifie, que si l'élément femelle F′ préexiste dans le testicule et les éléments mâles 4 *m′* dans l'ovaire, l'un et les autres soient éliminés de ce testicule et de cet ovaire, ou soient privés de fertilité et adaptés à toute autre fonction que la fonction reproductrice. Ce n'est qu'à ce prix que la réalisation d'un ovaire et d'un testicule s'opérera dans une glande hermaphrodite ou que se fera la séparation des sexes sur deux individus différents. L'élimination de l'élément femelle dans le testicule, de l'élément mâle dans l'ovaire, constitue la différenciation sexuelle, qui ne laisse dans cet ovaire et dans ce testicule que des éléments supplémentaires, aptes à donner des produits complémentaires féconds. Avant toute élimination, il existe donc une période indifférente des cellules de la glande génitale, de cette glande génitale elle-même, des individus à leur tour, qui ne deviennent sexués que secondairement, au lieu qu'ils l'étaient primitivement chez l'Ascaride. Toutefois on pourrait faire observer que la différenciation des deux cellules qui se conjuguent, par suite celle des cellules qui leur donneront naissance, n'est pas dans l'essence même de la sexualité. En d'autres termes, il n'est pas nécessaire (O. Hertwig, R. Hertwig, Maupas) que les deux cellules, qui se conjuguent pour produire une individualité nouvelle et qui sont par conséquent sexuées, soient dissemblables. Cette dissemblance n'est pour les auteurs précités qu'un caractère sexuel secondaire, au même titre que celle qui porte sur les formes extérieures des animaux sexués.

Quelle qu'en soit la valeur, la dissemblance des produits sexuels existe chez les Métazoaires et, tout en accordant que le spermatozoïde et l'œuf ne sont que des cellules secondairement distinctes, les caractères qui les distinguent elles ont dû les recevoir en héritage des cellules primordiales dont elles dérivent. Ou tout au moins ce qui était contenu dans les cellules-mères primordiales du testicule et de l'ovaire, c'était sinon les caractères différentiels eux-mêmes, du moins l'aptitude à les acquérir. Il faut donc admettre dans les cellules initiales du testicule et de l'ovaire une différenciation en puissance, qui s'effectue dans le cours de l'ontogénèse, se développant et se prononçant de plus en plus parallèlement au progrès du développement général.

Pour terminer, il nous a semblé que l'hypothèse que nous venons de développer pourrait être émise ou plutôt renouvelée en présence des faits dont nous disposons aujourd'hui sur l'ovogénèse et

la spermatogénèse. Elle nous paraît découler naturellement de ces faits, bien mieux que celle qui consiste à homologuer les cellules séminales à l'œuf et la soi-disant cellule folliculeuse du testicule aux cellules folliculeuses de l'ovaire. Cette seconde manière de voir en effet, bien que la plus généralement adoptée, ne rend pas compte d'un certain nombre de dispositions particulières et surtout de l'ensemble des phénomènes ovogéniques et spermatogéniques comparés les uns aux autres.

Nous ne nous flattons nullement cependant de l'espoir que l'hypothèse que nous proposons ait une existence durable. Mais viennent de nouveaux faits qui lui soient décidément contraires, et nous l'abandonnerons sans regret, comme ont dû être abandonnées tant d'autres théories. Il nous suffira qu'en l'état présent de la science, l'hypothèse de l'élément femelle du testicule paraisse aux autres comme à nous-même en harmonie avec les données actuelles.

Nancy, 20 mai 1891.

Index bibliographique.

1. — Waldeyer, Bau und Entwickelung der Samenfäden. *Anat. Anzeiger,* 1887, n° 12.

2. — Balbiani, *Leçons sur la génération des Vertébrés.* Paris, Doin, 1879.

3. — Duval, Article spermatozoïde et sperme. *Dict. de Jaccoud,* 1880.

4. — Brissaud, Étude sur la spermatogénèse chez le Lapin. *Arch. de physiologie,* 2e s., t. VII, 1880.

5. — Biondi, Die Entwickelung der Spermatozoïden. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XXV, H. 4, 1885.

6. — Klein, Beiträge zur Kenntniss der Samenzellen und der Bildung der Samenfäden bei Saügethieren. *Centralblatt für med. Wiss.,* 1880, n° 20.

7. — Sanfelice, Spermatogénèse des Vertébrés. *Arch. ital. de biologie,* t. X, 1888.

8. — Helman, Ueber die Entwickelung der Spermatozoen der Wirbelthiere. *Diss.* Dorpat, 1879.

9. — W. Krause, Spermatogenese bei den Saügern. *Centralblatt für med. Wiss.,* 1881.

10. — La Valette Saint-George, Plusieurs mémoires. *Arch. für. mikr. Anat.,* Bd. I, III, XVII. — *Stricker's Handbuch,* 1870.

11. — Meyer, Die Spermatogenese bei den Saügethieren. *Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de Saint-Pétersbourg,* VII S., t. XXVII, n° 14.

12. — V. Ebner, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoïden. *Arch. für mikr. Anat.,* 1871.

13. — Neumann, Ueber die Entwickelung der Samenfäden. *Centralblatt für med. Wiss.,* 1872. — Untersuchungen über die Entwickelung der Spermatozoïden. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XI, H, 2.

14. — Rivolta, Sopra gli elementi morfologici contenuti nei canalicoli seminiferi, etc. *Giornale di Anatomia Fisiologia e Patologia degli animali.* Pise, 1872.

15. — Blumberg, Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen des Menschen und der Thiere. *Diss.* Kœnigsberg, 1873.

16. — Klas, Ueber die Entwickelung der Spermatozoïden. *Diss.,* Greifswald, 1874.

17. — Mihalkovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. *Ber. der Math.-phys. Classe der Kön. Sächs. Gesells. der Wiss.*, 1873.

18. — Pouchet et Tourneux, *Préc. d'histol. humaine et d'histog.* Paris, Masson, 1878.

19. — Kolossow, Beitrag zur Frage von der Entwickelung der Samenfäden bei Saügethieren. *Centralblatt für med. Wiss.*, 1888, n° 30.

20. — Tourneux et Herrmann, Article Testicule (histologie et développement). *Dict. encycl. des Sc. med.*, 1886.

21. — Sertoli, Dell' esistenza di particolari cellula ramificate dei canalicoli seminiferi del testicolo umano. *Morgagni,* 1865. — *Gazetta medica Italiana Lombardia*, 1875. — Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del ratto. *Arch. per le sc. mediche*, 1878. — Sur la caryokinèse dans la spermatogénèse. *Arch. italiennes de biologie*, 1886, t. VII, f. III.

22. — Merkel, *Gœttingen Nachrichten,* 1868. — Die Stützzellen des menschlichen Hoden. *Müller's Archiv.*, 1871. — Ueber die Entwickelungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen. *Müller's Archiv.*, 1871. — *Untersuchungen aus dem Anat. Inst. zu Rostock*, 1874.

23. — Henle, *Handbuch der System. Anatomie des Menschen*, 1866 et 1874.

24. — Benson, De la spermat. chez les Mamm. *Arch. de biologie,* 1882, t. III, f. 2.

25. — Brown, On spermatogenesis in the rat. *Quart. J. of micr. Sc.*, vol. XXIV.

26. — Laulanié, Sur l'unité du processus de la spermatogénèse chez les Mammifères. *Comptes rendus*, t. C, n° 22, 1885.

27. — Gruenhagen, Untersuchungen über Samenentwickelung. *Centralblatt für med. Wiss.*, 1885, n° 28.

28. — Benda, Untersuchungen über den Bau der funktionierenden Samenkanälchen einiger Saügethiere, etc. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXX. — Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. *Intern. Centralblatt für die Phys. und Path. der Harn-und Sexual-Organe.* Bd. I, H. 1 et 2.

29. — Benda, Die Entwickelung des Saügethierhodens. *Verhandl. der Anat. Gesellschaft*, Okt., 1889.

30. — Bergonzini, Contributo allo studio della spermatogenesi nei Vertebrati. *La Rassegna di Sc. med.*, Modena, III, n° 7, 1888.

31. — Brazzola, *Ricerche sulla istologia normale e patologica del testicolo*, note 1 et 2, Bologna, Gamberini e Parmeggiani, 1888.

32. — V. Ebner, Zur Spermatog. bei den Saügethieren. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXI.

33. — Fürst, Ueber die Entwickelung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. *Arch. für mikr. Anat*, Bd. XXX.

34. — Swaen et Masquelin, Etude sur la spermatogénèse. *Arch. de biologie*, t. IV.

35. — F. Hermann, Beiträge zur Histol. des Hodens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXIV.

36. — Niessing, Untersuchungen über die Entwickelung und den feinsten Bau der Samenfäden einiger Saügetiere. *Verh. d. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg*, XXII, N. F., 2.

37. — F. Hermann, Die postfœtale Histiogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXIV.

37 *bis*. — Etzold, Die Entwickelung der Testikel von Fringilla domestica von der Winterruhe bis zum Eintritt der Brunft. *Zeitschr. für wiss. Zoologie*, Bd. LII, H. 1, 1891.

38. — Grandis, La spermat. durant l'inanition. *Arch. ital. de biologie*, t. XII.

✓ 39. — V. La Valette Saint-George, Die Spermatogenese bei den Amphibien. *Arch. für mikr. Anat.*, 1876, t. XII.

40. — Duval, Recherches sur la spermatogénèse chez la Grenouille. *Revue des sc. natur. de Montpellier,* 1880.

41. — Bloomfield, On the development of the Spermatozoa. Part. II, Helix and Rana. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, 1881, vol. XXI.

42. — Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XVIII, 1880.

43. — Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. *Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg*, Bd. II, 1875.

44. — V. La Valette Saint-George, *De spermatosomatum evolutione in Plagiostomis*. Bonn, 1878.

45. — G. Herrmann, Recherches sur la spermatogénèse chez les Sélaciens. *Journal de l'Anat. et de la Phys.*, 1882.

46. — Jensen, Recherches sur la spermatogénèse. *Arch. de biologie,* t. IV, 1883.

47. — Gilson, Ét. comp. de la spermat. chez les Arth. *La Cellule,* t. I, f. 1, t. IV, f. 1.

48. — G. Herrmann, Sur la spermatogénèse des Crustacés édriophthalmes. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 1883.

49. — Stuhlmann, Beiträge zur Anatomie der inneren männlichen Geschlechtsorgane und der Spermatogenese der Cypriden. *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Bd. XLIV.

50. — G. W. Müller, Die Spermatogenese der Ostracoden. *Zool. Jahrbücher. Abth. für Anat. und Ontogenie der Thiere.,* Bd. III, H. 4, 1889.

51. — De Wielowieyski, Observations sur la spermatogénèse des Arthropodes. *Arch. slaves de biologie,* t. II, 1886.

52. — V. La Valette Saint-George, Spermatologische Beiträge. Vierte Mitth. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XXVIII, 1886.

52 *bis.* — V. La Valette Saint-George, Spermatologische Beiträge. Fünfte Mittheilung. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XXX, 1887.

52 *ter.* — V. La Valette Saint-George, Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularia. *Festschrift für A. von Kölliker,* 1887.

53. — Henking, Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II, Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwickelung bei Pyrrhocoris apterus. *Zeitschrift für wiss. Zool.,* Bd. LI, H. 4, 1891.

54. — Beauregard, *Comptes rendus Soc. de Biol.*, 1889.

55. — Verson, Zur Spermatogenesis. *Zool. Anzeiger*, 1891, n° 300.

56. — Heymons, Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodroma (Blatta) germanica. *Zool. Anz.,* 1890, n° 342.

57. — Keferstein, *Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs, von Bronn,* Bd. III, Abth. 2.

58. — Duval, Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes pulmonés. *Revue des sc. natur. de Montpellier*, 1878.

58 *bis.* — Duval, Études sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare. *Revue des sc. natur. de Montpellier*, 1879.

59. — V. Brünn, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XXIII, 1884.

60. — Platner, Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. *Arch. für mikr. Anat.,* Bd. XXV, 1885.

61. — Rouzaud, *Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites.* Montpellier. 1885.

62. — Garnault, *Rech. anat. et histor. sur le Cyclostoma elegans.* Bordeaux, 1887.

63. — Robert, Sur la spermatogénèse chez les Aphysies. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.,* 1888, t. CVI, n° 4.

64. — Koehler, Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le *Murex brandaris* et le *Murex trunculus. Recueil zool. Suisse*, t. V, 1er fasc., 1888.

65. — Sabatier, Sur les formes des spermatozoïdes de l'Elédone musquée. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.,* 1888, t. CVI, n° 13.

66. — Brock, Ueber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier, *Zool. Jahrbücher,* Bd. II, H. 3, 1885.

67. — Roule, *Rech. sur les Ascidies simples des côtes de Provence.* Marseille, 1884.

68. — Bolles Lee, Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires. *Rec. zool. Suisse,* t. I, 1884.

69. — Maurice, *Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée* (*Fragaroides aurantiacum n. sp.*). Liège, 1888.

70. — Hallez, Contributions à l'Histoire naturelle des Turbellariés. *Travaux de l'Institut zool. de Lille*, f. II, 1879.

71. — V. Graff, *Monographie der Turbellarien,* I, *Rhabdocœlides,* avec atlas, 1882.

72. — Sabatier, De la spermatogénèse chez les Némertiens. *Revue des sc. natur. de Montpellier,* 1882.

73. — Bolles Lee, La spermatogénèse chez les Némertiens à propos d'une théorie de Sabatier. *Rec. zool. Suisse,* t. IV, 1888.

74. — LOEWENTHAL, Die Spermatogenese bei Oxyuris ambigua. *Intern. Monatsschrift für Anat. und Phys.*, Bd. VI, H. 9, 1889.

75. — E. VAN BENEDEN et JULIN, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1884.

76. — O. HERTWIG, Vergleich der Ei-und Samenbildung bei Nematoden. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXVI, 1890.

77. — HAMANN, Monographie der Acanthocephalen. *Jenaische Zeitschrift*, 1890.

78. — O. HERTWIG, *Die Chaetognathen.* Iena, 1880.

79. — BOLLES LEE, La spermatogénèse chez les Chétognathes. *La Cellule*, t. IV, fasc. 1.

80. — VOIGT, Ueber Ei-und Samenbildung bei Branchiobdella. *Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. zu Würzburg*, Bd. VII, 1885.

81. — BLOOMFIELD, On the Development of the Spermatozoa. Part. I, Lumbricus. *Quart. Journ. of. micr. Sc.*, 1880.

82. — VEJDOVSKY, *System und Morphologie der Oligochaeten.* Prag, 1884.

83. — KOROTNEFF, Beiträge zur Spermatologie. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXI.

84. — V. LENDENFELD, Ueber Cœlenteraten der Sudsee. *Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. XXXVII et XLVII.

85. — POLEJAEFF, Ueber das Sperma und die Spermatogenese bei Sycandra raphanus. *Sitz. d. Akad. d. Wiss. Wien*, Bd. LXXXVI, 1882.

86. — FIEDLER, Ueber Ei-und Samenbildung bei Spongilla fluviatilis. *Zeitschr. für wiss. Zool.*, Bd. XLVII, 1888.

87. — ROUGET, Évolution comparée des glandes génitales mâle et femelle chez les embryons de Mammifères (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 1879).

88. — M. NUSSBAUM, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXIII, 1884.

89. — SEDGWICK-MINOT, *Proceed. Boston Soc. Nat. Hist.*, 1877. — *American Naturalist*, 1880. — *Biologisches Centralblatt*, Bd. II, n° 12.

90. — E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. *Arch. de Biologie*, 1883, t. IV.

90 *bis*. — E. VAN BENEDEN, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire : caractère sexuel des deux feuillets primordiaux de l'embryon; hermaphrodisme morphologique de toute individualité animale; essai d'une théorie de la fécondation. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 1874, t. XXXVII.

91. — SABATIER, *Revue des sc. natur. de Montpellier*, 1882. — Sur les cellules du follicule de l'œuf et sur la nature de la sexualité. *Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, 1883. — *Recueil des mémoires sur la morphologie des éléments sexuels et sur la nature de la sexualité.* Montpellier et Paris, 1886.

92. — HAMANN, Die Urkeimzellen (Ureier) im Tierreich und ihre Bedeutung. *Jenaische Zeitschrift*, Bd. XXI, seu XIV, u. Folge, 1887.

93. — O. HERTWIG, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere*, 3ᵉ édit. Jena, 1890.

94. — O. HERTWIG, Vergleich der Ei-und Samenbildung bei Nematoden. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXVI, 1890.

95. — E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation. *Arch. de biologie*, t. IV, 1883.

96. — CARNOY, La cytodiérèse chez les Arthrop.. *Anat., La Cellule*, t. I, f. 2, 1884.

97. — FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXIX, H. 3, 1887.

98. — PLATNER, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXI. H. 2, 1889, et Bd. XXXIII, H. 1, 1889.

99. — MAUPAS, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. *Arch. de zool. expér.*, 1889, nᵒˢ 1, 2. 3.

DESCRIPTION
D'UN POISSON ET D'UN OISEAU MONSTRUEUX

Aiguillat dérodyme et Goéland mélomèle

Par Henri GADEAU DE KERVILLE

(Planche XVIII)

Pendant l'automne de 1891, j'ai eu l'occasion d'examiner au Musée de Dieppe (Seine-Inférieure) deux monstres d'une grande rareté, qui, pour cette raison, méritent que l'on en donne une description et des figures.

Devant laisser intactes ces deux pièces, dont la première est conservée dans l'alcool, et l'autre empaillée, je ne pouvais en faire aucun examen anatomique. Par suite, mes descriptions ne concerneront que l'aspect extérieur, et, de plus, elles seront de beaucoup diminuées, grâce aux excellentes figures qu'un habile dessinateur d'histoire naturelle, mon collègue et ami M. A.-L. Clément, a faites d'une manière scrupuleuse, d'après des photographies que j'ai prises de ces deux monstres ; le poisson ayant été sorti de l'alcool et disposé convenablement sur une planchette.

Aiguillat dérodyme.

Ce poisson, qui a été pêché dans la Manche, — je ne connais rien de plus précis à cet égard, — est un tout jeune Squale de la famille des Spinacidés et du genre Aiguillat ou Acanthias. C'est, je le crois bien, un jeune Aiguillat vulgaire ou Acanthias vulgaire (*Acanthias vulgaris* Risso), espèce abondante sur toutes les côtes de la France. L'individu devait être âgé de quelques jours quand il a été mis dans l'alcool, car son sac vitellin ou vésicule ombilicale est encore très apparent à l'extérieur, ainsi que le montre la figure 2.

Ce jeune Aiguillat monstrueux appartient à la famille tératolo-

gique des Sysomiens et au genre Dérodyme, genre chez lequel la duplicité consiste, d'une façon particulière, en deux têtes et en deux cous, ces derniers n'étant réunis généralement qu'à leur base.

Outre les deux cous et les deux têtes, parfaitement conformés, de ce jeune Squale, on ne remarque pas, à l'extérieur, d'autres parties surnuméraires; mais il est évident qu'un examen anatomique montrerait des vestiges plus ou moins développés de duplicité interne, dans la partie de ce monstre située en arrière de la base des cous.

J'ignore si la forme courbe et ramassée de la partie postérieure de ce monstre est ou non normale, n'ayant jamais vu de jeunes individus normaux de l'Aiguillat vulgaire.

« La dérodymie, dit Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire dans son *Traité de tératologie*[1], est l'une des monstruosités, et même, d'une manière plus générale, l'une des anomalies dont on a constaté l'existence dans le plus grand nombre de groupes zoologiques. Aucun des types organiques du règne animal, dans lesquels existe encore une tête bien distincte, ne paraît exclure la possibilité de cette monstruosité. Des exemples me sont en effet connus dans presque toutes les classes de Vertébrés, et même, mais avec les profondes modifications qu'entraîne nécessairement l'organisation si différente de ces derniers, chez quelques Invertébrés. »

Toutefois, cet illustre naturaliste ne mentionne aucun poisson dérodyme dans le magistral ouvrage en question. Il est fort possible que des poissons monstrueux appartenant à ce genre aient été décrits depuis la publication du *Traité de Tératologie*; en tout cas, ce jeune Aiguillat dérodyme est une pièce bien rare.

Les figures 1 et 2 de la planche XVIII, qui représentent la face dorsale et la face ventrale de ce jeune poisson monstrueux, sont exactement aux 3/4 de la grandeur naturelle.

J'ajouterai que des monstres dérodymes peuvent atteindre l'âge adulte.

Goéland mélomèle.

Ce monstre, qui est empaillé, fait partie de la belle collection d'Oiseaux d'Europe, de Josse Hardy, collection achetée, il y a long-

1. Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire, *Histoire générale et particulière des Anomalies de l'organisation chez l'Homme et les Animaux* ou *Traité de Tératologie*, Paris, t. III, 1836, p. 182.

temps déjà, par la ville de Dieppe pour son musée. Je n'ai vu, ni sur le pied, ni en dessous, ni dans les travaux imprimés et les notes manuscrites de Josse Hardy, aucun renseignement sur ce Palmipède de la famille des Laridés, et qui, sans nul doute, est un Goéland n'ayant pas revêtu encore la livrée d'adulte. Je le considère comme un jeune du Goéland cendré ou Mouette cendrée (*Larus canus* L.).

Ce monstre est de la famille tératologique des Méloméliens et du genre Mélomèle, genre caractérisé par l'insertion d'un ou de plusieurs membres surnuméraires, complets ou non, sur un ou plusieurs des membres normaux.

Ainsi qu'on peut le voir sur les figures 3 et 4, une patte surnuméraire, incomplète et atrophiée, est soudée à l'articulation fémoro-tibiale de la patte gauche de l'oiseau. Cette patte accessoire se compose d'un tarso-métatarse ou os canon, dont la taille est environ de moitié plus petite que celle de l'os normal correspondant, et de doigts et de palmures atrophiés et soudés; l'un des ongles se voit, sur la figure 4, à peu près au tiers supérieur du tarso-métatarse surnuméraire. Il y a tout lieu de croire que les articulations de ce membre surnuméraire incomplet et atrophié étaient ankylosées pendant la vie de l'animal, qui, à n'en pas douter, aurait pu très facilement atteindre l'âge adulte, car sa monstruosité ne gênait nullement aucune des fonctions essentielles de l'organisme, et même ne l'aurait pas, à mon avis, empêché de s'accoupler.

La mélomélie, rare chez les Arthropodes, l'est beaucoup plus encore chez les Vertébrés, et à un tel point que dans le *Traité de Tératologie* d'Isidore Geoffroy-Saint-Hilaire, je ne vois mentionné, comme cas authentique d'oiseau mélomèle, qu'un Canard [1], décrit par Meckel, et présentant deux pattes surnuméraires soudées dans une grande partie de leur longueur, non pas aux deux pattes normales, mais à une seule d'entre elles, ainsi devenue triple. Un autre cas, si imparfaitement décrit qu'il soit, mérite d'être cité en raison de l'espèce où il s'est produit, car il s'agit d'un Aigle [2].

On trouve bien, dans les anciens ouvrages, de nombreux cas de monstruosités analogues chez des Vertébrés; mais les descriptions

1. *Op. cit.*, t. III, p. 278.
2. *Id.*, p. 280.

sont beaucoup trop incomplètes pour que ces cas puissent être rapportés, d'une manière certaine, à leur genre tératologique.

Lors même que depuis la publication de l'ouvrage en question des cas de mélomélie auraient été observés chez des oiseaux, il n'en est pas moins indubitable que ce Goéland monstrueux est une pièce tératologique d'une extrême rareté.

A mon avis, toute personne qui s'occupe de science, quelles que soient ses études, doit être doublée d'un méfiant. Aussi ai-je examiné, avec la plus grande attention, la monstruosité de cet oiseau, pour voir s'il n'y aurait pas eu de supercherie ; car il faut toujours se rappeler la méprise de l'illustre anatomiste Rudolphi, qui décrivit un Chat pourvu de huit pattes et d'un seul corps, ce monstre étant l'œuvre d'un habile faussaire qui avait cousu, d'adroite façon, quatre membres surnuméraires à la base des quatre membres normaux.

De mon examen très attentif, et de ce fait que la partie surnuméraire est incontestablement une production de la nature, j'ai acquis la certitude que ce Goéland mélomèle est un monstre véridique.

La figure 3 représente, exactement aux 3/10 de la grandeur naturelle, l'animal en entier, et la figure 4 montre, juste aux 3/5 de cette grandeur, sa partie monstrueuse.

Au cours de mes travaux de zoologie et de bibliographie zoologique au musée et à la bibliothèque de Dieppe, j'ai reçu l'accueil le plus aimable de MM. A. Milet, conservateur du musée, et Ch. Paray, bibliothécaire ; je suis très heureux de leur exprimer publiquement le témoignage de ma vive gratitude.

SUR

L'APPAREIL MUSCULAIRE DE LA RADULA

CHEZ LES HELIX

Par G. LOISEL,

Licencié ès sciences naturelles.

L'armature buccale des Mollusques a été, depuis le commencement de ce siècle, l'objet des investigations de beaucoup de zoologistes; certains même, Lovén, Troschel, Gray, Fischer, se sont servis des caractères tirés des dents de la Radula pour la classification de ces animaux. Il n'en est pas de même pour les parties qui supportent et font mouvoir cette armature et principalement pour les *pièces de soutien* de la radula, dans lesquelles les uns veulent voir un cartilage, d'autres un fibro-cartilage ou un muscle. J'ai voulu reprendre cette question, ébauchée jusqu'ici, et je termine, en ce moment, un travail sur l'histologie de ces pièces de soutien et sur leur comparaison avec des tissus analogues que l'on trouve disséminés un peu partout dans la série animale. Dans le cours de ces recherches, j'ai été amené incidemment à étudier les muscles qui actionnent la radula chez les Pulmonés et à voir comment se meut cette radula, question à peine abordée, ou restée du moins très obscure; tel est le sujet de cet article.

On sait que l'armature buccale des Helix, dont je m'occupe seulement ici, se compose d'une mâchoire chitineuse, placée en arrière de la lèvre supérieure (m., fig. 1) et d'un mamelon lingual implanté sur le plancher de la bouche. Ce mamelon est formé par une plaque d'apparence cartilagineuse, en forme de fer à cheval, dont la direction est oblique de haut en bas et d'avant en arrière (p. s., fig. 1) [1]; il est recouvert par une membrane chitineuse et dentée, la radula (r., fig. 1), qui s'engage et semble prendre naissance, en arrière, dans une sorte de papille conique (pap. fig. 1), également d'apparence cartilagineuse, qui prolonge la masse buccale et fait saillie dans la cavité générale, au-dessous de l'œsophage.

1. Pour ne pas préjuger de sa nature, j'appellerai cette plaque, formée en réalité de deux parties symétriques réunies en avant, *pièces de soutien*, désignation dont s'est déjà servi M. de Lacaze-Duthiers.

Telles sont les différentes parties sur lesquelles s'insèrent les muscles qui font mouvoir tout cet appareil.

Il serait peu intéressant de faire remonter la bibliographie de ce sujet au delà de Cuvier qui a donné, le premier en réalité, une anatomie exacte des mollusques. Dans son *Mémoire sur la Limace et le Limaçon* [1], il décrit le mécanisme de la mastication et de la déglutition chez ces animaux, mais il parle très vaguement des muscles linguaux et fait jouer tout le rôle à quelques lanières charnues qui actionneraient la papille ou gaine de la radula. « C'est par le soulèvement alternatif de cette plaque cartilagineuse (la langue), lequel résulte lui-même des mouvements du petit cône qui la ter-

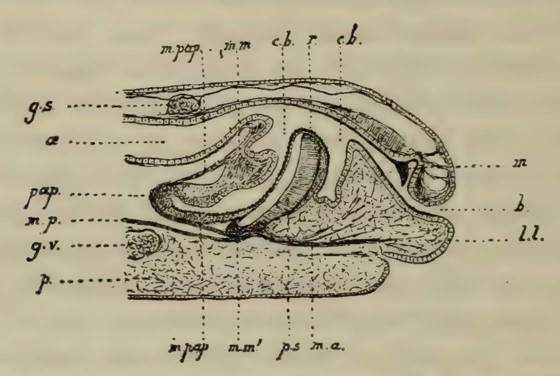


Fig. 1. — Coupe antéro-postérieure de la tête d'un jeune *Helix fruticum*. — *g,s*, ganglion cérébroïde; *œ*, œsophage; *g,v*, ganglion viscéro-pédieux; *p*, pied; *c,b*, cavité buccale; *b*, orifice buccal; *l,l*, lèvre latérale.

mine en arrière, que les aliments, coupés par la mâchoire, sont introduits dans l'œsophage.... »

Stiebel parle, chez la Limnée, dont le mamelon lingual ressemble beaucoup à celui du Limaçon, de deux gros muscles qui se trouvent sur les côtés des pièces de soutien et qu'il considère comme des masséters [2].

Troschel, dans son grand ouvrage sur l'armature buccale des mollusques [3], ne donne qu'une idée générale de la musculature de la bouche ; il considère quatre masses musculaires principales : deux antérieures, en rapport avec la ou les mâchoires, et deux postérieures qui constituent la langue.

1. *Annales du Muséum,* 1806, t. VII, et *Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des mollusques*, Paris, 1817.
2. *Dissertatio inauguralis, sistens Limnei stagnalis anatomen.* Götingæ, 1815.
3. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer naturlichen Classification.* Berlin, 1856-1891.

En somme, la plupart des auteurs, qui ont écrit sur les Mollusques, ne parlent des muscles radulaires que d'une façon très générale ou se contentent même de rappeler les idées de Cuvier. Carl Vogt et Yung décrivent et figurent des muscles puissants qui supportent la radula et s'unissent en arrière à l'intérieur de la papille [1]. Ils veulent désigner par là le cartilage lingual et paraissent lui faire jouer le rôle principal dans les mouvements de la radula. Ce ne sont là, en somme, que les idées de Cuvier présentées sous une autre forme, mais sans les rendre plus claires. Il me semble difficile de comprendre comment ce pseudo-cartilage peut, en se contractant, « déplisser la radula tout en lui faisant exécuter un mouvement oscillatoire d'arrière en avant ».

Il est très facile de se rendre compte des mouvements de la langue chez un mollusque vivant. Si on observe une Limnée que l'on a placée dans un aquarium en verre, on la voit souvent venir manger les petites algues vertes qui se déposent toujours sur les parois; tout d'abord, les lèvres s'ouvrent et s'appliquent exactement contre le verre, puis la radula semble être lancée en avant et exécute des mouvements de râpe de bas en haut; chaque fois qu'elle se relève, elle paraît, en effet, comme le dit Cuvier, entraîner les aliments avec elle jusqu'à l'ouverture de l'œsophage.

La radula exécute donc ici des mouvements en avant [2], en arrière, de bas en haut et de haut en bas; elle doit avoir en plus des mouvements de rotation très puissants, puisque certains Helix se creusent des trous dans les rochers pour y passer l'hiver. Tous ces mouvements doivent exiger un appareil musculaire assez compliqué; dans tous les cas, ils ne peuvent être expliqués par l'action de la papille conique qui termine la radula, d'autant plus que le muscle qui entoure cette papille est très faible et que ses attaches n'expliquent nullement de pareilles actions. En contrôlant, par la méthode des coupes en série, les faits donnés par la simple dissection, j'ai trouvé que l'appareil radulaire était actionné par un muscle pair et par trois muscles impairs. Je dois faire remarquer que, dans ces muscles, les faisceaux sont très indépendants les uns des autres, de sorte que là où je n'ai vu qu'un seul muscle, d'autres pourront en décrire plusieurs.

1. *Traité d'Anatomie comparée pratique*, t. I, p. 788, fig. 378.
2. Le mouvement en avant doit être très restreint, car la langue ne sort jamais de la bouche.

A. *Muscle papillaire* (m. pap., fig. 1 et 2). — Les lanières charnues, dont parle Cuvier, appartiennent en réalité à un muscle unique, entourant comme un doigt de gant toute la partie postérieure de la papille; en arrière, ce muscle s'unit intimement à cette papille, mais il s'en sépare en avant pour aller se perdre sur les muscles radulaires moyens. Sur la ligne médiane, le muscle papillaire présente deux faisceaux plus importants dont le supérieur va se jeter sur une sangle musculaire que l'on verra bientôt être formée par le muscle radulaire moyen; l'inférieur se divise en deux branches, d'aspect nacré, qui courent le long des bords internes des deux pièces de soutien. Sur une coupe sagittale, ce muscle apparaît donc (fig. 1, m. pap.) comme une anse dont la concavité embrasse la papille et dont les deux branches divergent en haut et en bas.

Le muscle papillaire a pour rôle principal de protéger et de maintenir la papille formatrice; il est trop faible pour agir directement sur la radula et, du reste, on s'expliquerait difficilement l'utilité de cette action.

On a vu précédemment que l'ensemble des deux pièces de soutien de la radula forme une sorte de fer à cheval dont les branches sont dirigées en arrière; ce sont ces branches qui donnent insertion aux muscles dont il me reste à parler; je divise ces muscles en antérieur, moyen et postérieur.

B. *Muscle radulaire antérieur* (m. a., fig. 1 et 2). — Le muscle radulaire antérieur s'insère sur l'extrémité même des pièces de soutien par deux faisceaux, larges de 3 millimètres chez *Helix pomatia*, entre lesquels s'enfonce l'artère pharyngienne (a. p., fig. 2); cette attache sur les pièces de soutien est tellement intime, que les dernières fibres musculaires qui sont une des parties constituantes de ces pièces, semblent être les premières du muscle radulaire antérieur. Les deux faisceaux de ce muscle se réunissent bientôt en un muscle unique, très peu épais, qui se porte directement en avant pour aller se perdre dans le tissu musculo-conjonctif qui forme le plancher et le bord inférieur de la bouche.

Deux faisceaux plus forts partent près de l'artère pharyngienne et, divergeant fortement en avant et en dehors, vont se jeter dans les téguments des lèvres, entre le grand et le petit tentacule. Je ne me suis pas astreint à disséquer minutieusement tous les faisceaux de ce muscle; il y a là deux ou trois plans musculaires qui forment des muscles distincts; la fig. 2 suppléera en partie à cette description.

Lorsque l'animal a fixé ses lèvres sur un corps quelconque, le muscle radulaire antérieur prend son point d'appui en avant et contribue ainsi à faire avancer la radula; cependant, si l'on considère l'angle aigu qu'il forme avec les pièces de soutien, on comprendra qu'il doit agir surtout pour faire basculer ces pièces et ramener en haut et en arrière la pointe de la radula, lorsque celle-ci aura été abaissée. Quand, d'un autre côté, les pièces de soutien sont immobilisées, ce muscle devient rétracteur des lèvres inférieures.

C. *Muscles radulaires moyens* (m. m., fig. 1 et 2). — Les muscles

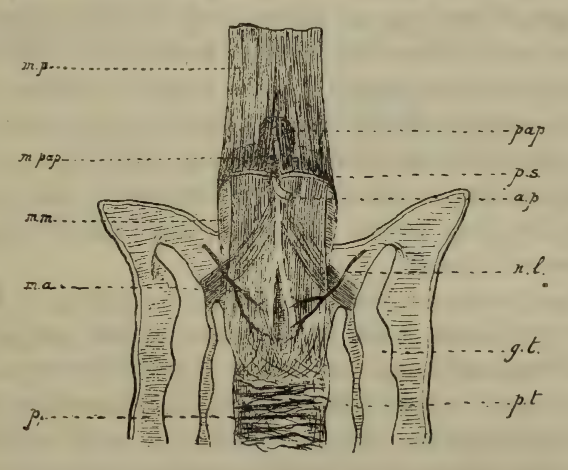


Fig. 2. — Muscles radulaires de l'*Helix pomatia* (le bulbe buccal a été relevé de façon à montrer sa face inférieure). — *p,s*, extrémité postérieure de la pièce de soutien droite, vue par transparence; *n,l*, nerf labial droit; *g,t* et *p,t*, grand et petit tentacules droits.

radulaires moyens forment, de chaque côté des pièces de soutien, deux grosses masses charnues qui englobent pour ainsi dire l'extrémité des branches du fer à cheval. Chacun d'eux s'insère, en effet, sur la moitié postérieure du bord supérieur, des deux faces interne et externe, un peu sur le bord inférieur et enfin à l'extrémité même de chaque pièce de soutien; de là, ses fibres se dirigent, en embrassant ces pièces, les plus antérieures d'avant en arrière et de dehors en dedans, les plus postérieures de bas en haut et un peu d'avant en arrière, pour aller s'attacher sur la base de la papille, ou, plus exactement, sur le pédicule que forme la radula au moment où elle s'enfonce dans sa gaine (m. m'., fig. 1); un certain nombre de fibres passent au-dessus de celle-ci et se rejoignent entre elles de façon à former une sangle musculaire, en arrière de la portion libre de la radula (m. m., fig. 1). La coupe,

représentée dans la fig. 1, ne donne qu'une faible idée de ce muscle.

Par sa partie antéro-latérale, chaque muscle radulaire moyen est intimement uni avec deux fortes bandes musculaires qui forment les parois latérales de la cavité buccale et vont s'accoler en avant pour contribuer à former les deux lèvres latérales de la bouche; c'est dans la partie postérieure de ces muscles, au-dessus de la pointe de la radula, que débouchent les conduits salivaires.

Il est difficile de bien préciser l'action des muscles radulaires moyens; cependant, par leur grosseur et par leur situation, il est évident que ce sont eux qui doivent avoir le rôle le plus actif dans les mouvements de la radula. Lorsque la papille est immobilisée, ils peuvent prendre leur point d'appui en arrière et, agissant alors soit ensemble, soit séparément, on comprend qu'ils peuvent faire exécuter à la radula les mouvements les plus variés. D'un autre côté, l'animal ayant fixé ses lèvres, ces muscles peuvent agir par l'intermédiaire des deux bandes que nous avons signalées plus haut et faire avancer la radula.

D. *Muscle radulaire postérieur* (m. p., fig. 1 et 2). — Le muscle radulaire postérieur a été décrit comme double par Lister, qui l'appelait « musculi capitis retractorii ». Il se divise en avant, en deux faisceaux, larges de 5 à 6 millimètres chez *Helix pomatia*, qui s'attachent à l'extrémité des pièces de soutien au même endroit que le muscle radulaire antérieur; quelques faisceaux vont se jeter, sur les côtés et un peu en haut, sur les muscles radulaires moyens, de sorte que l'ensemble de ces deux faisceaux forme une gouttière dans laquelle est logée la papille formatrice de la radula. Ce muscle forme bientôt un large faisceau impair qui traverse le collier œsophagien pour aller s'insérer à la columelle par l'intermédiaire du grand muscle columellaire.

L'action du muscle radulaire postérieur est évidemment de ramener en arrière toute la masse buccale; mais, si celle-ci est immobilisée, il peut agir en sens contraire du muscle radulaire antérieur, c'est-à-dire faire basculer les pièces de soutien, de manière à abaisser la portion libre de la radula. Et ainsi s'expliquent naturellement, par l'action combinée de ces deux muscles, les mouvements de râpe qu'exécute cette radula [1].

1. Ces recherches ont fait le sujet d'une communication à la Société de Biologie (séance du 12 novembre 1892).

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

SUR LES MODIFICATIONS STRUCTURALES QUE PRÉSENTENT LES MUSCLES JAUNES DU DYTIQUE PENDANT LA CONTRACTION

Par F. TOURNEUX

Professeur à la Faculté de Médecine de Toulouse.

(*Planche XXI.*)

Les muscles des ailes ou muscles jaunes du dytique (dytiscus marginalis) sont formés, comme on sait, par l'assemblage de faisceaux décomposables en fibrilles primitives. Les faisceaux musculaires prismatiques, à cinq ou six pans, mesurent un diamètre moyen de 50 à 80 μ; ils sont limités à leur surface par une membrane extrêmement mince (sarcolemme) que l'on peut mettre en évidence par l'action de l'acide acétique; entre eux serpentent de nombreuses ramifications trachéales. Les fibrilles, de forme cylindrique, sont plongées dans une substance intermédiaire abondante (sarcoplasme) contenant de nombreuses granulations de nature variable; leur diamètre varie de 4 à 5 μ. On compte environ de 350 à 400 fibrilles par faisceau; elles sont disposées parallèlement entre elles, mais sans groupement rappelant les fascicules ou colonnettes de Kœlliker. Dans les couches superficielles et généralement au voisinage du sarcolemme, on rencontre des noyaux allongés et présentant à leur surface l'empreinte des fibrilles musculaires voisines.

Bien des auteurs se sont occupés de la structure des fibrilles musculaires primitives, de leur décomposition en éléments ou segments musculaires, et des modifications que subissent ces éléments en passant de l'état de repos à l'état de contraction. L'étendue

de cette note ne comporte pas une bibliographie étendue, et nous ne pouvons que renvoyer le lecteur à l'index bibliographique très complet annexé aux deux mémoires de Van Gehuchten publiés dans le recueil *La Cellule*, t. II (1886) et t. IV (1888), ainsi qu'à l'historique contenu dans ces deux publications.

Nous avons parcouru les mémoires les plus importants, et nous avons été frappé des divergences de vue qui règnent parmi les auteurs, sur le mécanisme intime de la contraction. En laissant de côté l'opinion de Ramon y Cajal (1888) qui généralisant la théorie de Van Gehuchten sur la structure du tissu musculaire et l'appliquant même aux muscles des ailes des insectes, considère les fibrilles de ces muscles comme de simples produits de coagulation (fibres-moules), tandis que la véritable substance contractile serait représentée par la substance intermédiaire, nous pensons que le désaccord entre les auteurs résulte en grande partie de ce fait que les conditions de l'observation ont varié de l'un à l'autre, tant au point de vue du muscle envisagé que des réactifs fixateurs.

Assurément, l'examen microscopique d'une fibrille musculaire se contractant sous les yeux de l'observateur, comme l'a pratiqué avec succès Ranvier pour les éléments musculaires de la membrane rétrolinguale de la grenouille, trancherait tout débat, si cette méthode pouvait être appliquée aux différentes variétés de fibres musculaires, et si elle pouvait nous faire connaître certains détails de structure intime que seul l'emploi des réactifs colorants a permis de mettre en évidence.

Dans l'impossibilité où nous nous trouvons d'étudier sur le vivant la contraction des muscles jaunes des insectes par exemple, en raison des nombreuses granulations qui obscurcissent l'ensemble du faisceau musculaire, nous sommes bien obligés d'avoir recours à la dissociation, et de rechercher sur des pièces fixées et colorées, les modifications que subissent les segments musculaires, quand on passe d'une zone au repos à une zone contractée. Il faut ajouter que l'extension exagérée des fibrilles, en écartant mécaniquement les parties constituantes des segments musculaires, peut rendre apparentes certaines particularités qui sont peu ou point visibles sur les fibrilles normalement tendues. C'est ainsi que dans les segments musculaires au repos mais étirés, on distingue très nettement une cloison médiane divisant chacun de ces segments en deux compartiments symétriques.

Ce sont les considérations qui précèdent qui nous ont déterminé à publier les observations que nous avons faites sur les muscles jaunes du dytique (dytiscus marginalis). Les fibrilles musculaires ont été dissociées par le procédé de la demi-dessiccation de Ranvier. et colorées ensuite à l'hématoxyline de Bœhmer. Nous envisagerons dans notre description trois stades principaux : 1° stade de repos; 2° stade intermédiaire et 3° stade de contraction.

L'emploi de la lumière polarisée ne nous a donné aucun résultat.

1° Stade de repos.

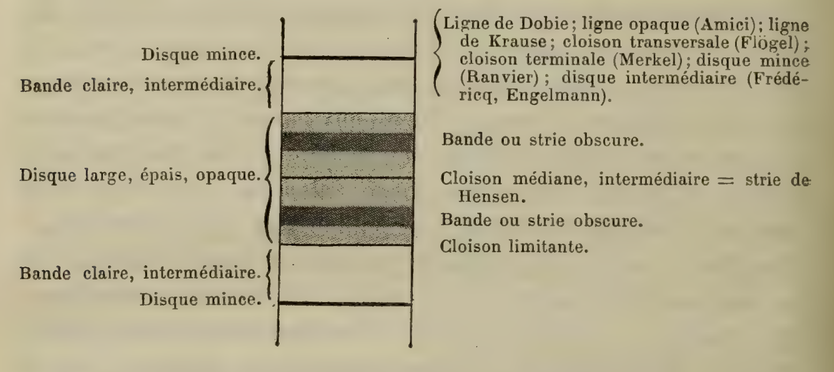
a. Extension (fig. 1 et 2). — Nous avons représenté dans les figures 1 et 2 trois segments d'une fibrille musculaire soumise à une extension exagérée. La substance chromatique du disque large s'est en grande partie condensée en deux bandes ou stries opaques dirigées transversalement et plus ou moins espacées. De plus, dans la figure 1, la substance moins foncée interposée à ces deux stries opaques laisse apercevoir en son milieu une ligne transversale répondant à une cloison médiane qui divise le segment musculaire en deux moitiés symétriques. A chaque extrémité du disque large, on rencontre de même une cloison transversale mince, mais nette, que nous désignerons sous le nom de cloison limitante, pour la distinguer de la cloison transversale proprement dite ou disque d'Amici.

Nous n'avons pas eu à notre disposition le mémoire de Hensen publié dans *Arb. aus d. kieler Physiol. Institut*, 1868-1869, et nous ignorons si la strie décrite par cet auteur dans la partie moyenne du disque large répond à une cloison médiane ou simplement à une bande plus claire parcourant transversalement le milieu du disque obscur. Engelmann et Ranvier pensent contrairement à Merkel qu'il n'existe aucune cloison médiane, et, de fait, sur les fibrilles musculaires à tension normale il est impossible de l'apercevoir. On ne l'observe que sur les fibrilles très fortement étirées avec tassement de la substance chromatique en deux stries foncées. Cette cloison médiane déjà figurée en 1850 par Lebert (*Annales des sciences naturelles*, 1850, t. XIII, fig. 19 B) était des plus apparentes sur la fibrille représentée dans la figure I, et nous avons pu la reproduire par la photographie.

Les faits qui précèdent tendent à confirmer l'opinion de Merkel

(1881), d'après laquelle les disques larges résulteraient de l'association de deux substances : l'une obscure, fixant le carmin et l'hématoxyline (substance kinétique), et l'autre transparente (substance disdiaklastique). Pendant la contraction, la substance kinétique abandonnerait la substance disdiaklastique et émigrerait vers la cloison terminale. Ainsi s'expliquerait par Merkel ce fait que, malgré l'inversion des substances, l'aspect de la fibre musculaire pendant la contraction ne se modifie pas à la lumière polarisée.

La figure ci-dessous montre la structure d'un segment musculaire à l'état d'extension, ainsi que la synonymie des différentes parties composantes.



Segment musculaire d'une fibrille des muscles jaunes du dytique à l'état de repos (extension). $\left(\frac{\text{Gr. } 3500}{1}\right)$.

b. Tension normale. — En ce qui concerne le stade de repos proprement dit, nous ne pouvons que confirmer la description des auteurs. Tantôt le disque large est traversé en son milieu par une bande moins foncée (fig. 3); tantôt, au contraire, il présente une teinte sensiblement uniforme dans toute son étendue (fig. 4). Le passage entre l'état d'extension et le stade de repos s'opère par un tassement progressif des différentes parties constituantes du segment musculaire : les cloisons limitantes du disque large s'accolent aux stries foncées, en même temps qu'une certaine quantité de substance chromatique (kinétique de Merkel) se répand dans l'intervalle de ces deux stries et vient masquer la cloison médiane. Au fur et à mesure qu'on se rapproche du stade intermédiaire, on voit la bande médiane primitivement claire du disque large (strie de Hensen?) se teinter de plus en plus, si bien qu'à un moment

donné le disque large apparaît comme une masse d'une coloration uniforme dans toutes ses parties.

2° Stade intermédiaire (fig. 5, 6 et 7).

Le stade intermédiaire qui forme la transition entre les stades de repos et de contraction, est caractérisé par l'apparition d'une strie transversale foncée au milieu du disque large, et par la disparition de la substance qui compose les deux bandes claires reléguées aux extrémités du segment musculaire. La strie médiane est à l'origine très mince et tranche à peine par sa coloration sur la teinte foncée du disque large ; elle augmente ensuite progressivement d'épaisseur, en même temps que la substance du disque devient moins opaque. Il semble que la cloison médiane exerce à un moment donné une sorte d'attraction sur les molécules chromatiques qui viennent se tasser sur ses deux faces. Van Gehuchten a représenté dans la figure 148 de son premier Mémoire publié en 1886 (*Journal de Carnoy*) un aspect identique à celui que nous décrivons, mais cet auteur considère toutes les particularités offertes par les fibrilles après l'action des réactifs (alcool) comme des produits artificiels, et il n'a pas cru devoir s'y arrêter.

Sur quelques fibrilles très rares, nous avons observé une disposition en quelque sorte anormale de la substance chromatique sous forme de trois stries occupant le milieu et les deux extrémités du disque large (fig. 10). Van Gehuchten a figuré dans son Mémoire des stades analogues (fig. 153 et 154). Malgré toutes nos recherches, il nous a été impossible, en raison de la rupture des fibrilles musculaires, d'établir la continuité de ce stade avec l'un ou l'autre des stades normaux de la fibre musculaire. Nous pensons, vu l'étendue du segment musculaire, qu'il s'agit d'une fibrille au début du stade intermédiaire mais en état d'extension, la substance chromatique n'étant encore que partiellement condensée contre la cloison médiane.

Pendant que se produisent les modifications précédentes à l'intérieur du disque large, les deux bandes de substance claire diminuent de hauteur et finissent par disparaître complètement : les disques minces arrivent au contact des disques larges entre lesquels ils figurent comme des cloisons de séparation. Les disques

larges ayant conservé sensiblement la même hauteur, alors que la fibrille musculaire a augmenté de largeur, il faut nécessairement en conclure que l'augmentation de volume du disque large résulte de la pénétration de dehors en dedans d'une substance étrangère. Cette substance ne peut provenir que de l'extérieur (substance intermédiaire) ou des bandes claires dont la matière diffuserait à l'intérieur du disque large au travers des cloisons limitantes. Cette dernière hypothèse (Engelmann) recevrait une éclatante confirmation dans le fait que le volume total d'un segment musculaire ne varie pas aux différents stades de repos et de contraction. Malheureusement, cette démonstration est des plus ardues sinon impossible. Les réactifs divers n'agissent pas de la même façon aux différents stades sur toutes les parties du segment musculaire, et l'on sait d'autre part que la demi-dessiccation a pour résultat d'augmenter notablement le diamètre transversal d'une fibrille musculaire. Comment évaluer dans ces conditions le volume d'un segment musculaire plus ou moins aplati, en se basant exclusivement sur sa hauteur et sur sa largeur?

Le stade intermédiaire ou de transition que nous venons de décrire sépare habituellement deux portions d'une fibrille à l'état de repos et à l'état de contraction; mais on peut aussi l'observer entre deux zones contractées. Dans les deux cas, son étendue est variable suivant les fibrilles : tantôt il ne comprend que quelques segments musculaires; tantôt, au contraire, il occupe une longueur notable de la fibrille musculaire. Nous n'avons jamais rencontré le stade intermédiaire homogène signalé par Merkel, par Engelmann et par Frédéricq.

3° Stade de contraction (fig. 8 et 9).

Lorsque les deux bandes claires du segment musculaire ont entièrement disparu, on voit se produire le phénomène connu sous le nom d'inversion ou de retournement (Merkel, Engelmann, Frédéricq) : la contraction est alors confirmée. La teinte foncée de la strie opaque médiane s'atténue graduellement, tandis que les disques minces augmentent d'épaisseur et se colorent vivement par l'hématoxyline, au point de simuler des disques larges. Ces modifications s'expliquent aisément par un déplacement de la substance chromatique qui de la cloison médiane se porterait vers les extré-

mités du segment musculaire, contre les disques minces. La strie médiane ne disparaît jamais complètement, et il est facile de l'observer à tous les stades de la contraction. L'épaisseur du disque mince élargi par apposition de couches chromatiques sur ses deux faces est toujours inférieure à celle de la strie médiane.

L'inversion des substances, ou pour mieux dire le déplacement de la substance chromatique de la partie moyenne vers les extrémités du segment musculaire, nous semble un fait indiscutable. Nous avons examiné de nombreuses fibrilles musculaires montrant la transition entre le stade intermédiaire et le stade de contraction, et nous avons pu toujours constater, de segment en segment, l'atténuation progressive de la strie médiane, en même temps que l'élargissement du disque mince.

Le segment musculaire contracté a diminué de hauteur et augmenté de largeur. Nous ignorons si l'augmentation en largeur du cylindre musculaire compense la diminution de hauteur, et nous ne pouvons que renvoyer à ce que nous avons dit plus haut à propos du stade intermédiaire.

Nous avons donné, dans la fig. 11, la représentation demi-schématique d'une fibrille musculaire dont les segments successifs montrent la transition entre le stade de repos et le stade de contraction. On pourra facilement suivre, sur cette figure, la disparition progressive des bandes claires, l'apparition de la strie médiane et enfin les modifications qui caractérisent le stade de l'inversion. Le schéma représenté dans la fig. 12, conçu dans un sens différent, montre trois segments musculaires se modifiant graduellement de gauche à droite pour passer du stade de repos au stade intermédiaire, et de celui-ci au stade de contraction. Ce schéma ne diffère en somme de celui qui a été présenté par Frédéricq, que par l'interposition du stade intermédiaire à strie médiane foncée. Le retour au stade de repos s'opère vraisemblablement par la succession en sens inverse des mêmes stades.

Conclusions.

Les fibrilles élémentaires des muscles jaunes du dytique présentent, en passant de l'état de repos à l'état de contraction, les particularités suivantes :

1° *Stade de repos.* — Le disque large est limité par deux bandes

transversales foncées séparées par une bande médiane plus claire (strie de Hensen des auteurs). En se rapprochant du stade intermédiaire, la bande claire médiane s'assombrit graduellement, et le disque large tend à prendre une teinte uniforme dans toutes ses parties.

Sur les fibrilles soumises à une extension exagérée, on aperçoit nettement au milieu du disque large une ligne transversale obscure divisant le segment musculaire en deux moitiés symétriques, et nous paraissant répondre à une cloison médiane. On constate également aux deux extrémités du disque large une mince cloison transversale limitante séparée de la bande obscure correspondante par un intervalle variable suivant la fibrille envisagée.

2° *Stade intermédiaire.* — Le stade intermédiaire est caractérisé anatomiquement par le tassement d'une grande partie de la substance chromatique ou kinétique (Merkel) du disque large contre la cloison médiane (strie médiane foncée), et par la disparition progressive de la substance qui compose les deux bandes claires, d'où le rapprochement et l'accolement des cloisons limitantes du disque large et des disques minces correspondants. Il est probable que la substance des bandes claires ne s'écoule pas en dehors de la fibrille musculaire, mais immigre à l'intérieur des disques larges. Pendant ces modifications intimes, le segment musculaire diminue de hauteur et augmente de largeur.

3° *Stade de contraction.* — La strie médiane foncée du stade intermédiaire diminue d'opacité, tandis que les disques minces augmentent progressivement d'épaisseur, probablement sous l'influence d'un déplacement de la substance chromatique qui de la strie médiane opaque se porterait vers les cloisons limitantes (stade d'inversion de Merkel, de Engelmann et de Frédéricq). Les segments musculaires continuent à s'aplatir, les disques minces épaissis et les stries médianes opaques se tassent de plus en plus, mais il est toujours possible de distinguer à leur teinte plus foncée les stries répondant aux disques minces, des stries médianes des disques larges.

Explication de la planche XXI.

Modifications des muscles jaunes du dytique pendant la contraction.

Nous renvoyons pour la signification des parties constituantes des segments musculaires à la figure schématique représentée page 576. Toutes les figures ont été dessinées au grossissement uniforme de 2000 diamètres.

Fig. 1 et 2. — Deux fibrilles musculaires au stade de repos (extension). On distingue sur la figure 1, la cloison médiane et les cloisons limitantes du disque large.

Fig. 3 et 4. — Deux fibrilles au stade de repos (tension normale). Sur la figure 3, le disque large présente en sa partie médiane une bande transversale plus claire (strie de Hensen?) qui a disparu sur la figure 4.

Fig. 5, 6 et 7. — Trois fibrilles au stade intermédiaire montrant la disparition progressive des bandes claires, ainsi que l'apparition et l'épaississement d'une strie transversale foncée dans la partie moyenne du disque large.

Fig. 8 et 9. — Deux fibrilles au stade de contraction. Les stries médianes des disques larges diminuent d'opacité, tandis que les disques minces augmentent d'épaisseur et se colorent d'une façon intense par l'hématoxyline (stade d'inversion ou de retournement de Merkel, de Engelmann et de Frédéricq).

Fig. 10. — Fibrille musculaire au stade intermédiaire (extension?), dans laquelle la substance chromatique du disque large s'est condensée en trois stries transversales foncées occupant la partie moyenne et les deux extrémités de ce disque.

Fig. 11. — Représentation demi-schématique d'une fibrille dont les segments musculaires successifs montrent la transition entre le stade de repos et le stade de contraction.

Fig. 12. — Schéma de la contraction : Trois segments musculaires passant graduellement du stade de repos au stade de contraction.

RECHERCHES

SUR LA

FORMATION ET L'ACCROISSEMENT DE LA COQUILLE

DES MOLLUSQUES

Par R. MOYNIER DE VILLEPOIX

Licencié ès sciences naturelles, pharmacien de 1re classe,
Professeur suppléant à l'école préparatoire de médecine et de pharmacie d'Amiens,
Conservateur des Musées d'Abbeville.

PLANCHES XXII ET XXIII.

(*Suite et fin* [1].)

III

DREISSENSIA POLYMORPHA (FISCH). — TELLINA BALTICA. — CARDIUM EDULE (LIN). — PHOLAS CRISPATA (LIN).

Il serait fastidieux de décrire avec détails les tissus de ces différents types qui ont été d'ailleurs l'objet de recherches analogues. Aussi bien, les genres *Anodonte* et *Mytilus* peuvent-ils être considérés, au point de vue spécial qui nous occupe, comme les deux types principaux de la classe. Je me contenterai donc, dans ce chapitre, de signaler les particularités intéressantes que peuvent présenter les espèces sur lesquelles ont porté mes recherches.

Dreissensia polymorpha. Fisch. (*Dreissena* V. Bened.) — Cette espèce fluviatile, très abondante dans les eaux de la vallée de la Somme, diffère des autres *Mytilides* par la soudure des bords du manteau, la présence de deux siphons distincts et saillants; la coquille mytiliforme à sommets aigus est munie à l'intérieur des crochets d'un septum calcaire ou lame myophore [2] sur lequel s'insère le muscle adducteur antérieur des valves.

1. Voir le numéro de juillet-août 1892.
2. Fischer, *Manuel de Conchyliologie*.

La couche interne du test est légèrement nacrée, surtout au bord; quant à la couche externe, elle est constituée par des prismes analogues à ceux de l'*Anodonte*, mais de dimensions beaucoup plus restreintes, disposés perpendiculairement au périostracum. Ce dernier est mince comme chez les *Najades* et forme également un grand nombre de replis. Il prend naissance dans un sillon palléal situé de chaque côté de la ligne suturale des deux lobes du manteau. On voit qu'à ce point de vue l'animal ne présente aucun caractère particulier. S'il appartient au type *Najade* par la structure de la coquille et du périostracum, *Dreissensia* se rattache aux *Mytilides* par la forme du ligament qui est interne, comme celui de la *Moule*, et comme lui, trapézoïdal. Sa genèse est la même que chez *Mytilus*. Les tissus épithéliaux qui sécrètent le ligament et le périostracum ne diffèrent pas sensiblement de leurs homologues chez la *Moule* ou l'*Anodonte*. Je ne m'arrêterai pas à les décrire. Il n'en sera pas de même de l'épithélium qui recouvre le reste du manteau et qui correspond, par ses fonctions, à l'épithélium nacrigène. Chez *Dreissensia polymorpha*, les éléments de ce tissu atteignent des dimensions gigantesques. Les cellules sont très régulières, leur section est un rectangle allongé. Elles sont complètement transparentes comme les cellules de l'épithélium nacrigène et leur noyau est médian. Les parois de ces cellules sont très minces. Comparables, sous tous ces rapports, aux cellules nacrigènes de la *Moule* et de l'Anodonte, ces cellules s'en distinguent surtout par leur grande taille. Leurs dimensions, sur un exemplaire de taille moyenne, sont de 115 à 116 μ de longueur sur 6 à 10 μ de largeur. Le noyau ovale et granuleux pourvu d'un seul nucléole est accolé, la plupart du temps, à la paroi latérale. La paroi distale des cellules de cet épithélium est toujours vivement colorée par le carmin et, dans certaines préparations, elle se sépare sous la forme d'une fausse membrane dont la section forme une ligne rouge vif. Ceci indique que ces cellules, comme celles de l'épithélium nacrigène, doivent déposer à la surface de la coquille une série de membranes dont la superposition forme la couche interne. Le plasma de ces cellules est transparent, granuleux. En certaines régions se rencontrent, dans la partie distale, de très fines granulations d'un pigment noirâtre. Quelle est l'origine du septum ou lame myophore dont j'ai parlé plus haut? on en trouve l'explication par l'examen d'une coupe transversale intéressant l'extrémité antérieure de l'animal

(fig. 71, pl. XXII). Dans cette région, le plan de la coupe rencontre le muscle adducteur antérieur des valves, les deux lames myophores et en même temps les deux cornes du manteau. Toute cette région du corps est entourée par une couche continue de l'épithélium que je viens de décrire; la sécrétion de cet épithélium détermine sur toute sa surface la formation de couches organo-calcaires dont les unes augmentent du côté extérieur, l'épaisseur de la valve, et vers l'intérieur contribuent à la formation de la lame myophore, dont la structure lamellaire est identique à celle de la couche interne de la coquille. Sur chacune des faces internes des lames myophores s'insèrent les extrémités du muscle adducteur.

On sait que la surface extérieure de la coquille de *Dreissensia polymorpha* est transversalement parcourue par des bandes colorées en brun noirâtre qui lui donnent un aspect zébré caractéristique, tandis que la surface ventrale est complètement incolore. L'origine de ces bandes s'explique aisément par l'examen successif de la surface du manteau et de ses coupes transversales.

Sur un animal séparé de sa coquille, toute la région marginale du manteau est longitudinalement parcourue par une bande pigmentée, d'un noir intense, qui, débutant dans la région dorsale antérieure, longe la suture palléale dont elle s'écarte peu à peu vers la courbure du manteau, et se termine à un niveau un peu supérieur à la fente des siphons (pl. XXII, fig. 70). On voit sur une coupe transversale de ces régions, que le pigment est réparti dans les cellules les plus internes de la zone marginale du manteau, c'est-à-dire dans l'épithélium à éléments courts, chez *Dreissensia*, dont la sécrétion produit la couche de prismes. Mais ce n'est pas tout : De chaque côté de la suture dorsale, et à quelque distance en avant de la première zone pigmentée, s'en trouve une seconde moins étendue, qui dessine sur le flanc de l'animal une ligne noire en forme d'arc de cercle, depuis le milieu environ du ligament, jusqu'au niveau du byssus (pl. XXII, fig. 70). Cette nouvelle bande de pigment n'est plus située dans l'épithélium marginal mais dans l'épithélium nacrigène. A cette zone de pigment correspond, dans la couche interne de la coquille, une tache colorée de même forme. Sur une coupe transversale, les cellules de la marge du manteau comprises dans la région pigmentée sont remplies, surtout dans leur région distale, de très fines granulations d'un noir intense; celles-ci qui masquent souvent le noyau, sont moins abondantes

sous la région infranucléaire. Comme je l'ai indiqué plus haut, on voit, sur les coupes, cet épithélium pigmentaire se continuer jusqu'à la rencontre du muscle adducteur postérieur, après lequel on retrouve l'épithélium nacrigène à grands éléments.

Sauf ces quelques points particuliers, la disposition des tissus épithéliaux est donc, au point de vue de la production de la coquille, organisée sur le plan général que nous avons rencontré jusqu'ici. J'ai insisté sur la formation des bandes colorées de la coquille, parce que cette formation est une démonstration très nette du rôle de l'épithélium marginal dans la formation de la couche externe des valves et une preuve, en quelque sorte géométrique, de l'accroissement de la coquille par la sécrétion du manteau : on conçoit, en effet, que l'épithélium marginal étant pigmenté sur la moitié seulement de sa largeur, il déposera sur chaque couche qu'il formera une bande pigmentée et une bande incolore. Par suite, la disposition régulière de semblables alternances dans la couche externe de la coquille nous fournit la preuve de dépôts successifs effectués par l'animal au bord de sa coquille au cours des progrès de son accroissement.

Tellina baltica. — Je laisse intentionnellement de côté la coquille de *Tellina baltica*, dont la structure est, dans le mémoire d'Ern. Ehrenbaum, l'objet d'une description très complète, pour signaler les particularités que présentent les tissus sous-jacents. La méthode des coupes en séries pratiquée sur de jeunes animaux de 10 à 15 millimètres de longueur est à cet égard très instructive. Le ligament chez cette espèce est de même forme et de même structure que celui de l'*Anodonte* : il est externe et creusé en gouttière. On y distingue une couche interne et une externe. On rencontre également sur ses bords une zone striée en continuité avec des cellules allongées de nature myo-épithéliale, dont la disposition est identique à celle que j'ai déjà décrite. Immédiatement après cette zone, commence un épaississement du test qui n'est autre que la section des *dents* de la coquille, et qui sur les coupes transversales après décalcification, est constituée par une masse de structure lamellaire et sinueuse dont les feuillets de conchyoline sont fortement et uniformément colorés par le carmin. En regard de cette zone, le repli dorsal très allongé dont la disposition contournée détermine la forme des dents est revêtu d'un épithélium dont les cellules ne diffèrent guère, en réalité, de celles de l'épithélium

nacrigène. Cependant ces éléments sont un peu plus volumineux et allongés, plus riches aussi en granulations plasmatiques dans leur région distale. Cette augmentation des dimensions et cette plus grande abondance de granulations sont un indice d'une exagération des fonctions sécrétrices dans cette région, et suffisent à expliquer le développement que prend la partie du test qui forme la dent et qui ne diffère que par sa plus grande épaisseur, mais non par sa structure, du reste de la coquille, du moins chez les jeunes animaux que j'ai observés.

L'épiderme mince prend naissance dans un sillon du bourrelet palléal homologue de celui des *Najades* et de *Mytilus*, il est en tous points semblable à celui de l'*Anodonte*. Contrairement à ce qui a lieu chez *Mytilus*, la plus grande partie du bourrelet palléal est comprise dans le feuillet conchylien tandis que le feuillet branchial est, au contraire, très mince et court. Les cellules épithéliales du feuillet conchylien sont toutes de même ordre et passent insensiblement, dans la région des flancs, à des formes d'aspect identique mais de taille beaucoup plus exiguë; le noyau de ces cellules qui occupe leur région proximale est ovale arrondi et leur plasma finement granuleux.

Quant au test, il présente partout la structure lamelleuse. Je n'ai jamais rencontré, dans mes coupes de jeunes *Tellina baltica*, aucun indice de structure prismatique au bord des valves. Ce fait rapproché de la similitude de forme des cellules épithéliales, indique qu'il y a également similitude de fonctions des éléments sécréteurs dans toutes les régions de l'animal depuis la marge jusqu'au ligament.

Cardium edule. — Chez ce type, dont l'épiderme mince est comparable, au point de vue de sa forme et de sa genèse, avec celui des *Najades*, la coquille offre à considérer deux couches distinctes. L'une, externe, beaucoup moins épaisse, au bord du test, que la seconde, est constituée par des masses calcaires à contours peu réguliers, disposées perpendiculairement à sa surface; l'autre, interne, formée au contraire par des couches stratifiées parallèlement. Cette structure se complique par la présence des côtes qui forment sur chaque valve une série d'ondulations divergentes à partir du sommet de la coquille et correspondant à des élévations régulières des tissus de la marge du manteau.

Cette disposition de la coquille est fréquente, comme on le sait, chez un grand nombre de Lamellibranches marins. On la rencontre

entre autres chez *Venericardia sulcata* dont j'ai figuré (pl. XXIII, fig. 88) une coupe longitudinale de la coquille, passant par l'axe d'une de ces côtes. Sur une coupe mince perpendiculairement à cette direction on perçoit très nettement, chez le *Cardium*, la disposition des deux couches calcaires.

Ehrenbaum voit dans l'une de ces deux couches une métamorphose du calcaire consécutive au dépôt de celui-ci, et, pour lui, la couche externe du *Cardium* procéderait de l'interne, la seule qui s'accroîtrait continuellement.

Je ne saurais me prononcer à cet égard, non point que je regarde comme impossible une transformation minéralogique analogue aux phénomènes de métamorphisme constatés dans les coquilles fossiles, mais le temps me paraît être en pareil cas un facteur avec lequel on ne saurait trop compter. On verra d'ailleurs plus loin que si une telle métamorphose pouvait exister, ce serait plutôt aux dépens de la couche externe.

La région marginale du manteau, bien que présentant quelques particularités, ne diffère pas, dans son plan général, de celle des Lamellibranches, mais le nombre de replis y est beaucoup plus considérable. Toutefois, l'origine du périostracum qui prend naissance dans un de ces replis permet de considérer comme chez les types précédents deux feuillets. Le feuillet branchial est toujours plus développé que le précédent et l'épithélium de sa face interne recouvre une longue ligne de glandes colorées par l'hématoxyline. Ces glandes, de même ordre que celles que Rawitz a décrites et que j'ai signalées chez les *Mytilides*, siègent toujours sur la face interne du feuillet branchial, jamais sur le feuillet conchylien, et nous nous trouvons, ici encore, en face d'un phénomène qui paraît général dans la classe. Le périostracum très mince manque toujours sur la coquille, à quelque distance du bord. Il est détruit par les frottements dont l'influence ne paraît pas sans effet sur la disparition de la couche externe de la coquille.

Pholas crispata. — La grande contractilité des tissus de cet animal, qui persiste, même après l'action des anesthésiques usuels, chloral, alcool et eau de mer, cocaïne, etc., constitue, pour l'observation, une grande difficulté qui se trouve augmentée par l'extrême ténuité des éléments épithéliaux.

Malgré cela, on peut se rendre un compte suffisant de la disposition des tissus, pour constater que les Pholades n'échappent pas

aux règles déjà énoncées et que leur organisation, au point de vue de la formation du test, rentre dans le plan général de celle des autres Pélécypodes.

La suture des bords du manteau se traduit sur la face ventrale des siphons par une ligne blanchâtre sur laquelle débute la formation du périostracum qui recouvre les siphons sur les deux tiers inférieurs environ. Sur une coupe transversale de cette région (pl. XXIII, fig. 109), les cellules épithéliales glandulaires allongées et à noyau ovale recouvrent sans interruption toute la circonférence de l'organe. Elles atteignent leur maximum de développement au niveau de la suture ventrale où débute le périostracum sous la forme d'une mince membrane sécrétée par les cellules sous-jacentes.

La coloration par l'hématoxyline-éosine fait ressortir nettement l'épaississement de cette membrane (pl. XXIII, fig. 110) par le produit de la sécrétion des cellules épithéliales de toute la surface du tube des siphons.

Nous retrouvons ici la même formation que dans les espèces précédentes, formation identique d'ailleurs à celle qu'Ehrenbaum (67) a décrite chez *Mya arenaria*. Le périostracum qui se continue sur toute la région marginale du manteau et va rejoindre la coquille existe aussi sur l'expansion du manteau qui forme le recouvrement dorsal de la coquille. Cette partie est, sur sa face externe, recouverte d'un épithélium semblable à celui des siphons et sécrétant le périostracum. Les cellules allongées et à noyau ovale qui le constituent sont remplies, dans leur région distale, de granulations chitineuses. Cet épithélium se continue sur toute la surface externe et se modifie en arrivant à la surface interne recouvrant le processus umbonal de la coquille qui se renverse sur les crochets. Les cellules deviennent plus courtes, plus régulières : ce sont des éléments calcigènes qui déterminent la formation de la couche calcaire sous-jacente. Enfin l'épithélium s'interrompt pour faire place au muscle adducteur antérieur qui vient s'insérer en partie, de chaque côté, sur le processus umbonal.

Les mêmes éléments se rencontrent sur les bords de la coquille : le manteau présente, sur une coupe transversale, l'aspect d'un triangle dont l'hypoténuse, recouverte d'un épithélium chitinogène à grandes cellules allongées, produit une membrane de périostracum qui s'étend sur la face externe de la valve adjacente. Ce périos-

tracum ne se continue pas très loin, car il est bientôt usé par le frottement de la coquille sur les parois de la cavité rocheuse habitée par l'animal.

Quant à la face du manteau adjacente à la coquille, elle est recouverte par un épithélium très dense, plissé, calcigène, et qui ne diffère pas de celui qui recouvre le processus umbonal. L'examen du bord postérieur d'une valve de *Pholas crispata* vu par sa face interne, et encore adhérent au périostracum, est d'un très haut intérêt au point de vue de la formation de la coquille. On y rencontre en effet des productions extra-cellulaires que j'ai toujours retrouvées, comme on le verra, chez les autres Pélécypodes.

La mince membrane du périostracum est recouverte, sur sa face interne, d'un grand nombre de globules réfringents anhistes, très serrés les uns contre les autres; les plus petits qui sont les plus éloignés du bord calcaire sont régulièrement sphériques. Les globules sont plus gros au voisinage de ce bord où ils se soudent entre eux et prennent des formes plus ou moins irrégulières. Sur un animal de 40 millimètres de longueur, j'ai pu voir dans un grand nombre de ces globules un très petit cristal en forme de pierre à aiguiser qui en occupe le centre. Quant à la région calcaire de la coquille, elle est formé par des amas de cristaux de la forme précédente entremêlés à des masses cristallines irrégulières. Sur un animal de grande taille adulte, ou peu s'en faut, j'ai trouvé, dans la même région, des cristaux complètement opaques, radiés, entourés d'une zone réfringente bien limitée. Je considère comme très importantes ces observations qui me paraissent démontrer que, dans ce cas, la genèse de la partie calcaire de la coquille est le résultat de la cristallisation du calcaire en dissolution ou en combinaison dans le produit muqueux de la sécrétion des cellules épithéliales qui prend au sortir de la cellule la forme globulaire. Ces globules sont ultérieurement le siège d'une séparation moléculaire entre les éléments organiques et les éléments minéraux.

Je puis d'ores et déjà considérer ce processus comme le plus vraisemblable et j'espère établir plus loin, par la fréquence des cas dans lesquels j'ai pu le constater, qu'on peut le considérer comme un mode général de la formation des parties calcaires du test chez les Mollusques.

Pectunculus pilosus. Venericardia sulcata. — Je n'ai malheureusement pu me procurer, malgré diverses tentatives dans ce but,

d'exemplaires, vivants ou en alcool, de cette espèce chez laquelle je dois cependant rappeler une curieuse particularité du périostracum. Ce dernier désigné sous le nom d'*épiderme velouté* par les conchyliologistes présente, en effet, sur des exemplaires desséchés, à la vue comme au toucher, les caractères d'un tissu de velours un peu rude. La disposition, sur une coupe comme sur une vue de surface, est fort singulière. En se reportant à la figure ci-jointe on peut

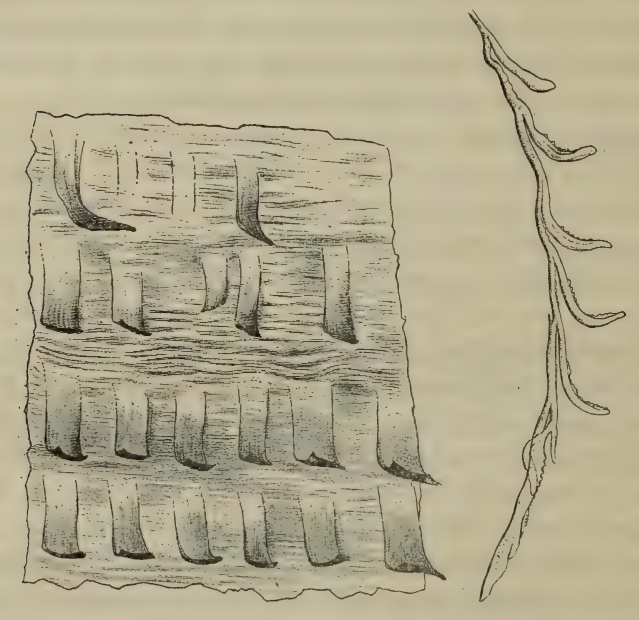


Fig. 3. — Périostracum de Pectunculus pilosus, vu de face et en coupe longitudinale.

voir que le périostracum de *P. pilosus*, tel qu'on l'obtient en lambeaux volumineux après macération de la coquille dans l'acide azotique étendu, est constitué par une membrane transparente jaune sillonnée transversalement par de petites lignes irrégulières qui sur la coupe apparaissent comme autant de petites crêtes. Régulièrement disposées en séries parallèles longitudinales, se dessinent sur ce fond de petites languettes rectangulaires qui hérissent la surface du périostracum et lui donnent son aspect velouté, et dont l'extrémité libre dirigée vers le bord de la coquille se relève en crochet. Sur une coupe menée de façon à rencontrer ces languettes suivant leur axe longitudinal on voit qu'elles font corps avec le périostracum à leur partie supérieure, et qu'au delà du

point de jonction des deux surfaces, aucune ligne sombre ou claire n'indique un état différent de substance. Il faut donc, puisqu'il n'y a aucun indice de juxtaposition et de soudure, que toutes ces parties aient été secrétées par des éléments semblables et d'une façon continue. Il est fort difficile de s'expliquer cette formation par le seul examen d'une coquille morte. Les cas de semblables productions piliformes à la surface du périostracum sont assez fréquents, tant chez les Pélécypodes que chez les Gastéropodes marins et terrestres. J'ai pu reconnaître, comme on le verra, que les poils qui hérissent le périostracum d'*Helix hispida* sont un produit de sécrétion. Il doit en être de même ici; et, bien que je n'aie pu vérifier le fait chez *Pectunculus pilosus*, je suis convaincu que le manteau doit, sur son bord, présenter une disposition spéciale et qu'il doit s'y rencontrer à des intervalles réguliers sur la face externe du feuillet branchial des zones de cellules chitinogènes dont la sécrétion produit les languettes.

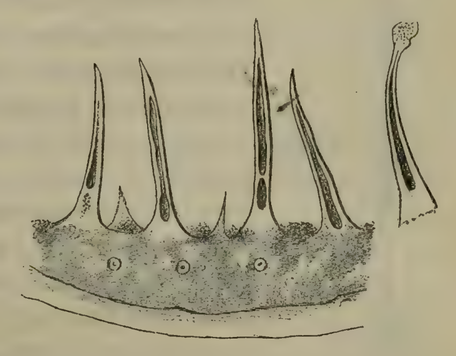


Fig. 4. — Formations piliformes du périostracum de *Venericardia sulcata*.

J'ai rencontré sur les coquilles mortes de *Venericardia sulcata* un périostracum constitué par une membrane jaunâtre recouverte d'une foule de corps étrangers. Mon attention fut attirée par des productions singulières très visibles sur une coupe longitudinale préparée à la meule. Elles consistent en des sortes de poils disposés à intervalles irréguliers et dirigés dans toutes les directions, qui hérissent la surface du périostracum. Ces poils coniques ont des parois assez épaisses et sont remplis de granulations (fig. 4). Ils peuvent être cloisonnés et quelques-uns sont terminés par une petite masse sphérique à contenu granuleux. Après traitement par l'eau acidulée, la membrane est considérablement amincie, elle se colore au vert de méthyle. N'ayant pu observer que des coquilles depuis longtemps desséchées, il m'est difficile de me prononcer sur la nature de ces singuliers poils dont il ne m'a pas été possible d'ailleurs de constater, sur mes coupes, la continuité avec la membrane du périostracum. J'ai tout lieu de

penser que ce ne sont là que les restes de Bryozoaires ou d'autres organismes pédicellés fixés sur la coquille.

Quant à la coupe de la coquille que j'ai dessinée (fig. 88) elle me paraît montrer que chez *Venericardia*, les conditions du développement du test et la structure du manteau sont les mêmes que chez *Cardium edule*. Son examen permet de se former une idée du mode de développement du test chez les Pélécypodes à valves costulées. Si nous nous reportons, en effet, à la structure du manteau chez *Cardium*, nous voyons que les élévations régulières de cet organe existent seulement sur la marge et qu'elles diminuent graduellement d'épaisseur pour venir se confondre, un peu avant l'insertion des muscles palléaux avec la surface du manteau. En comparant cette disposition avec celle d'une coupe menée perpendiculairement aux côtes on conçoit que le dépôt de calcaire cristallisant normalement à la surface de l'épithélium devra, dans toute la région adjacente aux élévations de la marge du manteau, prendre une direction oblique par rapport à celui-ci et à la surface interne de la coquille. Les dépôts successifs amassés ultérieurement par la partie plane seront, au contraire, horizontaux ou à peu près; d'où l'aspect de la coupe. Comme d'autre part l'allongement du test a lieu par son bord, de nouvelles crues s'ajouteront aux précédentes, toujours dans le même ordre, à mesure que le manteau progressera en avant, et, par conséquent, la striation des couches calcaires conservera toujours le même aspect.



Fig. 5. — Une des formations de la fig. 5 en coupe longitudinale et transversale, sous un grossissement de 300 diamètres.

En examinant attentivement le bord de la même coupe, on remarquera que la couche la plus externe est formée de cristaux volumineux dont l'axe est à peu près vertical et qui présentent des traces de striation transversale s'accentuant de plus en plus de l'extérieur à l'intérieur. Cet aspect pourrait donner quelque raison de penser qu'il y a en ce point une métamorphose de la couche externe qui passerait peu à peu à la forme stratifiée de la couche interne. Ce ne serait en somme qu'une phase de la cristallisation, dans laquelle le calcaire déposé à l'état amorphe, passerait par une série de modifications moléculaires dont l'état ultime et définitif se rencontre dans les régions profondes du test.

IV

Gastéropodes pulmonés terrestres (Helix).

J'ai tout particulièrement étudié la formation de la coquille chez *Helix aspersa* Lin. L'abondance de ces animaux et la facilité avec laquelle je pouvais me les procurer en toute saison — même l'hiver — m'ont permis d'entreprendre sur eux plusieurs expériences dont les résultats ont pu éclaircir certains points que le simple examen histologique du test et des tissus aurait laissés obscurs.

Leydig (53), qui s'est particulièrement occupé de ce sujet, distingue, dans la coquille des Gastéropodes terrestres trois couches successives de dehors en dedans : « une cuticule homogène, une couche calcaire, une substance homogène feuilletée. » La meilleure méthode pour étudier ces différentes couches et leurs rapports avec les tissus de l'animal, consiste à examiner celui-ci au printemps, moment où le développement du test marche avec une rapidité très grande. Lorsque l'été est pluvieux et que l'*Helix* peut vivre dans une atmosphère suffisamment humide, l'observation peut se continuer avec fruit jusqu'à l'automne. C'est ce qui m'est arrivé dans le courant de l'anné 1891, où j'ai pu, d'avril à septembre et même jusqu'en octobre, me procurer des individus de toutes tailles en voie d'accroissement.

Lorsque l'animal a atteint l'âge adulte, son test ne s'accroît plus. Le bord de la coquille est retroussé en dehors et comme disent les conchyliologistes le péristome est bordé. On verra qu'à ces conditions correspond un état particulier d'une partie du tissu du manteau.

Sur un animal en voie d'accroissement, le bord de la coquille très mince et transparent est étroitement appliqué sur le collier. La transparence de la jeune coquille laisse voir une zone ou bandelette blanchâtre qui limite le manteau et tranche nettement sur le fond pigmenté de cet organe. En arrachant avec précaution le bord de la coquille, on voit que l'extrémité de la mince membrane du périostracum (cuticule de Leydig) est enclavée dans une fine gouttière qui règne tout le long du collier et avec laquelle elle ne contracte aucune adhérence. Une préparation dans la glycérine de la jeune coquille ainsi détachée et examinée, la face interne en-dessus, sous un faible grossissement, présente l'aspect suivant : La partie la plus mince qui forme le bord enclavé dans la gouttière palléale est

constituée par une très fine membrane anhiste : mais dans la région attenant à la coquille de l'année précédente, se dessine un réseau de lignes noires, tantôt lâche, tantôt serré. Ce ne sont que les lignes de séparation de plaques cristallines calcaires comme le démontrent l'action des acides faibles et l'examen dans la lumière polarisée.

Sur toute sa largeur la préparation est traversée par des traînées opaques, à peu près équidistantes entre elles, rarement perpendiculaires, le plus souvent obliques avec le bord libre de la coquille; sous un plus fort grossissement, ces bandes se résolvent en des séries de globules sphériques, transparents, jaunâtres et dépourvus de noyau. Ces globules très réfringents sont de dimensions fort variables. Généralement, les plus volumineux sont disposés sur deux lignes limitant la bande qui constitue l'ensemble de ces formations, ils sont plus nombreux d'un côte que de l'autre. Les plus fins, moins serrés, occupent le centre. Les réactifs sont sans action sur ces sphérules. Elles ne se dissolvent ni dans la potasse caustique, ni dans l'acide acétique et ne prennent pas de coloration par l'iode. La teinture de cochenille m'a cependant paru s'y fixer très légèrement. Le carbonate de potasse, l'oxalate d'ammoniaque n'ont aucune action, ce qui démontre dans ces formations l'absence du calcaire. Quand j'aurai ajouté que le réactif de Millon colore en rouge, sous l'action d'une légère chaleur, les globules comme la membrane, il ne restera aucun doute sur leur nature et leur identité de composition. Ce sont toutes deux des substances albuminoïdes de même nature que le périostracum des Pélécypodes, avec lequel elles présentent encore ce point de ressemblance que les parties les plus voisines du bord libre se colorent au carmin comme à l'hématoxyline.

Examine-t-on en coupe optique, condition qu'il est facile de réaliser en le repliant sur lui-même, le périostracum, on voit que les globules dont il vient d'être question siègent à la surface externe de la membrane sur laquelle ils sont accolés, de sorte que sur une vue de la surface interne, on les voit par transparence à travers le périostracum et le début des couches de calcaire déposées à sa surface (fig. 58, Pl. XXII). Il m'est arrivé quelquefois d'observer, sur des fragments de périostracum frais, une pellicule extrêmement fine et transparente qui recouvre les globules et se moule sur eux en épousant leurs contours. Cette particularité explique pourquoi cette membrane peut passer inaperçue dans la plupart des cas. Les globules de la surface externe du périostracum persis-

tent sur la coquille même dans les parties les plus âgées où je les ai toujours rencontrées, et bien que je ne l'ai point vérifié sur d'autres espèces, je présume que c'est à des productions de ce genre qu'il faut attribuer les « sculptures » de la coquille de beaucoup d'*Hélicides*. Leur disposition par zones parallèles équidistantes ainsi que leur obliquité, sous un angle constant, avec le bord libre du test, donnent naturellement à penser, d'une part, que ces corps doivent prendre naissance dans la gouttière palléale où nous avons vu qu'est engagée l'extrémité du périostracum, de l'autre, que les organes sécréteurs qui leur donnent naissance ne sont pas disposés en ligne continue.

Des coupes sagittales menées perpendiculairement au bord du collier du manteau offrent à considérer successivement, d'arrière en avant (fig. 100, Pl. XXIII) : 1° un épithélium cylindrique dont les cellules sont munies d'un noyau ovalaire granuleux. Le plasma cellulaire est, dans la région distale, abondamment fourni de granulations incolores ou d'un brun jaunâtre. — On rencontre sous cet épithélium des cellules à pigment d'un noir intense. Ces éléments qui donnent au tégument du manteau de l'*Helix* sa coloration noire, par suite de la transparence de la couche épithéliale, ont été décrits par Leydig. Je n'insisterai donc à leur sujet que pour faire remarquer qu'ils ne jouent aucun rôle, au moins direct, dans la coloration du test. Ils n'ont aucune communication avec l'extérieur. On verra plus loin que la coloration du test a pour origine le pigment granuleux des cellules épithéliales du manteau, et que la régularité ou l'irrégularité des dessins colorés des coquilles sont déterminés par la façon dont sont groupées les cellules pigmentées de l'épithélium.

2° Au voisinage du bord de la coquille, l'épithélium s'interrompt pour faire place à un tissu glandulaire à grands éléments qui constitue la bandelette blanche dont j'ai précédemment signalé l'existence sur tout le bord supérieur du collier. Cette bandelette (*bp*, fig. 100) est une véritable glande enfoncée dans la profondeur du tissu conjonctif. Ses éléments qu'on peut étudier en place sur les coupes, et qu'il est facile d'isoler après macération dans l'alcool au tiers ou le liquide acéto-chromique de Bernard (79), sont de longues cellules lagéniformes à contenu finement granuleux, dont les dimensions sont énormes comparativement à celles des cellules épithéliales. Très étroites sur presque toute leur longueur, elles sont renflées en massue à leur partie inférieure qui contient le

noyau. Celui-ci régulièrement ovale est pourvu de deux nucléoles brillants situés aux foyers de l'ellipse. On peut aussi rencontrer deux noyaux, quelquefois trois dans une même cellule (fig. 101, Pl. XXIII). On aperçoit, en outre, au-dessous du noyau et accolée à ce dernier, une masse réfringente *ma* qui se colore au vert de méthyle. Les dimensions de ces cellules glandulaires sont de 150 à 160 μ de longueur sur 6 à 8 de largeur. Les granules très fins, réfringents, légèrement jaunâtres dont elles sont littéralement bourrées permettraient de les considérer à première vue comme des éléments chitinogènes. Comme ces derniers, elles se colorent par le vert de méthyle, surtout dans leur région distale. La cochenille les colore en rouge jaunâtre. Placées dans l'eau distillée, elles émettent au dehors une grande quantité de globules hyalins, à peine visibles, car ils ont presque la même réfringence que ce liquide, et toujours régulièrement sphériques. Cette émission de globules est une conséquence de phénomènes osmotiques, car elle ne se produit pas quand on examine les cellules dans le sérum artificiel. Quant au noyau, il se colore par le picro-carmin, l'hématoxyline et tous les colorants nucléaires. Malgré l'analogie de ces cellules avec les éléments chitinogènes, j'ai cru pouvoir, dans une note que j'ai eu l'honneur de communiquer à l'Académie des sciences (80) [1] attribuer à cette glande que je propose de désigner sous le nom de *bandelette palléale*, un rôle dans la production du calcaire. C'est que j'ai constaté, en effet, que les cellules qui la constituent traitées par l'acide acétique s'éclaircissent notablement : la majeure partie des granulations disparaît, sans effervescence, toutefois, et l'intervention d'une solution d'oxalate d'ammoniaque amène la formation de microscopiques octaèdres d'oxalate de chaux dans la préparation. Ce dernier caractère montre bien que les cellules de la bandelette palléale participent à l'épaississement du test par un dépôt de calcaire. Je n'irai pas, toutefois, jusqu'à leur refuser le pouvoir de sécréter de la matière organique et je crois être dans la vérité en leur attribuant un rôle mixte.

En examinant attentivement les coupes de la bandelette palléale, on reconnaît que les cellules qui la composent sont des cellules épithéliales modifiées constituant dans le tissu conjonctif une profonde invagination. Sur les bords antérieur et postérieur, se rencontrent,

1. Séance du 17 août 1891.

en effet, des états intermédiaires entre les formes de l'épithélium normal et celles des cellules glandulaires. Ici comme partout ailleurs on peut constater le passage insensible et graduel d'une forme à l'autre.

3° Immédiatement en avant de la bandelette, l'épithélium dont les cellules sont très allongées et glandulaires forme un profond repli ou cul-de-sac dont l'extrémité aveugle descend obliquement au-dessous du niveau occupé par le fond de la glande palléale. Les cellules des lèvres de ce repli, ou plutôt de cette gouttière dans laquelle est logée l'extrémité libre du périostracum en voie d'accroissement, et surtout celles de la lèvre adjacente à la bandelette, qui n'en est séparée que par quelques cellules conjonctives, sont très allongées, et à parois minces (fig. 100, *epp*). Elles sont remplies de granulations incolores dont le diamètre augmente en approchant du fond de la gouttière. Celui-ci est occupé par des cellules glandulaires qui semblent n'être que des modifications des cellules épithéliales, et qui forment, sur toute la longueur de la gouttière, des poches glandulaires dont l'axe est oblique avec le plan sagittal de l'animal. Sur les coupes, ces poches affectent l'aspect que j'ai représenté (fig. 100, *ggl*). Sur une série de coupes de cette région, les dimensions des sections de ces poches, qui varient périodiquement d'un maximum à un minimum, indiquent que ces glandes ne forment pas une ligne régulière et continue, mais bien, comme je l'ai indiqué, une suite de poches parallèles, disposées en festons et obliquement à l'axe de l'animal. On peut déjà voir sur les coupes (*ggl*, fig. 100), principalement dans la figure 105, que les cellules de cette région contiennent des globules anhistes et réfringents d'aspect et de dimensions identiques à ceux que j'ai décrits à la surface externe du périostracum. Avant l'intervention des réactifs colorants, et sur des coupes examinées dans l'alcool, ces globules sont très visibles, brillants et leur relief est nettement accusé. L'hématoxyline les colore en violet, le picro-carmin de Ranvier en rose pâle. Ils se colorent en vert bleuâtre par le vert de méthyle. Lorsqu'on monte dans le baume la préparation ainsi colorée, les globules sont encore visibles, mais leur réfringence étant voisine de celles du milieu d'inclusion, ils deviennent beaucoup moins apparents.

L'examen de ces cellules sur le vivant présente quelques difficultés. Les tissus de cette région sont, en effet, fort difficiles à dissocier, à moins d'une longue macération dont le moindre inconvé-

nient est de tuer les éléments cellulaires et d'en altérer quelque peu la forme. Après de nombreux tâtonnements, j'ai réussi à obtenir, je ne dirai pas à coup sûr, mais fréquemment, des préparations très nettes de ces cellules glandulaires. A l'aide de ciseaux fins, je détache sur un animal vivant, immédiatement après avoir arraché la coquille et mis à nu le collier, un lambeau de celui-ci. Pour cela, je dirige les lames de l'instrument à peu près perpendiculairement à la gouttière; un deuxième coup de ciseaux rapide permet d'obtenir une section assez mince qui a bien des chances de passer par le fond même de la gouttière et par conséquent d'intéresser les glandes en question. Le lambeau ainsi détaché et dissocié à l'aide d'aiguilles est légèrement comprimé entre les lamelles. Je suis ainsi parvenu, à différentes reprises, à obtenir les cellules glandulaires du fond de la gouttière palléale, encore vivantes, et à les isoler dans toute leur intégrité [1]. Examinées vivantes ou après fixation par l'acide osmique, ces cellules sont très grandes, à contours irréguliers et à parois très minces. Leur noyau est pourvu de deux ou trois nucléoles très réfrigents. La cavité cellulaire est complètement remplie d'un protoplasma finement granuleux (fig. 105-106, Pl. XXIII), aux dépens duquel se produisent les globules. On rencontre dans une même préparation toute une série d'états différents qui permettent de se rendre compte de la façon dont s'opère la genèse de ces globules. L'état initial est celui que je viens de décrire : La cellule pourvue de son noyau est remplie de protoplasma granuleux. Dans la masse de ce dernier commencent à se creuser des vacuoles d'abord très petites (*V*, fig. 106), qui augmentent peu à peu de volume, et dans lesquelles apparaît bientôt un petit globule, quelquefois mais plus rarement, il s'en produit deux. La vacuole s'agrandit progressivement, en même temps que le globule augmente de diamètre; il y a toujours entre lui et le protoplasma un espace annulaire clair. Peu à peu et successivement, se creuse dans la masse protoplasmique un nombre considérable de semblables vacuoles jusqu'à résorption complète du plasma cellulaire, de telle sorte que, finalement, la cellule prend une forme framboisée et n'est plus constituée que par un ensemble d'alvéoles à parois très minces devenues en partie polyédriques par leur pres-

1. Sur les animaux ayant séjourné dans l'eau pour amener l'immobilité, l'absorption des liquides détermine un tel gonflement des tissus que les poches glandulaires sont à peine visibles et déchirées, puisqu'on retrouve les globules épars dans les préparations.

sion réciproque (fig. 105) et contenant toutes au moins un globule. Tel est l'état dans lequel on les rencontre le plus souvent dans les coupes comme dans les dissociations. Tout le plasma de ces cellules se transforme donc entièrement en globules anhistes. Cette disposition que je crois être le premier à signaler chez les Gastéropodes pulmonés est le seul exemple que j'aie rencontré jusqu'ici, d'une formation endogène, véritable sécrétion par fonte de cellules, contribuant, chez les Mollusques, à la formation du test ou de ses annexes. Il est probable qu'ainsi formés, les globules sont mis en liberté dans le fond même de la gouttière palléale, par la rupture des parois cellulaires. Ils rencontrent là la jeune membrane du périostracum sécrétée par la lèvre postérieure de la gouttière. Il est vraisemblable que la lèvre antérieure, dont les cellules bien qu'un peu moins développées sont également sécrétrices, dépose à la surface des globules la très mince membrane que j'ai signalée antérieurement.

J'ai dit tout à l'heure que les poches glandulaires forment au fond de la gouttière palléale comme autant de festons. Dans des coupes parallèles au bord du collier et passant par le fond de la gouttière, il est facile de reconnaître cette disposition des glandes qui forment sur la coupe une série de cercles irréguliers situés à égale distance l'un de l'autre, et de chaque côté desquels on voit courir, sur toute la longueur, des fibres musculaires longitudinales. Il est probable que ces muscles ne sont pas inutiles dans l'expulsion des globules dont ils détermineront la sortie, en facilitant par leur contraction la rupture des cellules mères.

Quant à la nature de ces *cellules globuligènes*, elle est vraisemblablement épithéliale et nullement conjonctive. De même en effet que nous avons vu les cellules de l'épithélium du manteau passer graduellement aux formes glandulaires de la bandelette palléale, de même, on peut voir, sur les coupes, les cellules épithéliales de la lèvre postérieure de la gouttière palléale augmenter de dimensions vers le fond de celle-ci, et les fines granulations qu'elles contiennent passer peu à peu à des formes d'un plus grand diamètre; mais il est difficile d'affirmer d'une manière précise la parenté entre ces deux éléments à cause de la difficulté d'orienter les coupes de telle façon que celles-ci passent exactement par l'axe d'une poche glandulaire, difficulté due à l'obliquité des poches avec le bord du bourrelet. J'ajouterai que cette obliquité des glandes globuligènes peut aider

à expliquer l'inclinaison, déjà constatée, des zones de globules par rapport au bord libre du périostracum.

Toute la région du collier antérieure à la gouttière palléale est recouverte par un épithélium cylindrique dont les éléments diffèrent peu de ceux de l'épithélium de la lèvre antérieure. Les noyaux en sont moins franchement elliptiques, moins riches en granulations. Quant au plasma cellulaire, il n'est plus granuleux dans la région distale, indice de la cessation des fonctions sécrétrices. Cet épithélium se distingue aussi des précédents, en ce qu'il est traversé par les orifices des glandes calcaires qui ont été décrites par Leydig (53) et sur lesquelles je n'ai pas à revenir ici. Je me contenterai de faire remarquer que ces glandes, très nombreuses dans toute la région antérieure du collier, manquent complètement dans toutes les régions recouvertes par la coquille, comme l'avait bien constaté Leydig après Semper (25), et qu'il m'a toujours été impossible d'en retrouver la moindre trace en arrière de la gouttière palléale. Le rôle de ces glandes est de produire en abondance le mucus destiné à protéger l'animal et leur activité entre en jeu à la moindre excitation de celui-ci. C'est encore à ces glandes qu'est réservée la production du mucus qui en se durcissant forme l'épiphragme ; mais en aucun cas, le produit de cette sécrétion n'intervient dans la formation et l'accroissement du test non plus que dans la réparation de ses blessures.

J'ai signalé antérieurement la présence sous l'épithélium du manteau (sac pulmonaire) d'une zone de cellules à pigment qui ont été également l'objet d'une étude attentive dans le mémoire déjà cité de Leydig. La coupe du tégument entier du sac pulmonaire présente à considérer, entre les cellules à pigment et l'épithélium, une couche musculaire et entre les cellules à pigment elles-mêmes et surtout au-dessous d'elles, de nombreux îlots d'aspect grisâtre, sous un faible grossissement, mais qui sous un grossissement de 300 à 400 diamètres se résolvent en de nombreux globules légèrement jaunâtres. L'aspect de ces productions, très voisines de celles que j'ai signalées dans la glande globuligène, pourrait donner à penser qu'elles ont quelque part à l'accroissement de la couche interne du test ou à la réparation de ce dernier en cas de brèche.

J'ai vainement cherché des interruptions de l'épithélium par lesquelles ces globules pourraient être émis au dehors. Nalepa (63) a bien indiqué, entre les cellules épithéliales des *Hélicides*, des

espaces intercellulaires par lesquels le sang pourrait s'épancher. Les figures qu'il donne de préparations de la sole de ces animaux injectés à la gélatine ou imprégnés d'huile de ricin noircie par l'acide osmique montrent en effet quelques légers filaments colorés entre les cellules, mais aucun ne débouche à l'extérieur. Je n'ai rien rencontré, ni dans les tissus examinés vivants, ni sur les coupes, qui m'autorise à admettre de semblables espaces dans les régions sous-jacentes au test. Il m'est donc difficile d'admettre que les globules en question puissent se frayer un passage au travers des tissus. Je crois plus vraisemblable de voir en eux des matières de réserve qui, peu à peu résorbées, passeraient dans les cellules épithéliales, auxquelles appartient, comme on le verra plus loin, la fonction de sécréter la couche la plus interne de la coquille.

L'aspect d'une coupe de la même région d'un animal adulte et dont la coquille est munie de son péristome retourné en dehors, est tout à fait différent. La bandelette palléale a complètement disparu, et l'épithélium dorsal, avec ses cellules épithéliales pigmentaires sous-jacentes, se continue sans interruption jusqu'à la gouttière palléale qui seule persiste. Mais celle ci est complètement linéaire et les dimensions des cellules épithéliales qui recouvrent ses deux lèvres sont très réduites.

Leur hauteur et leur largeur ne diffèrent pas de celles des cellules épithéliales du manteau. Elles ont également perdu leurs caractères d'éléments glandulaires : leurs noyaux beaucoup plus arrondis ne contiennent plus de granulations et le plasma de leur région distale est incolore et homogène. Quant à la glande globuligène si développée sur les jeunes exemplaires en voie d'accroissement, on n'en rencontre plus la moindre trace. En un mot, la gouttière palléale n'a plus d'autre caractère que celui d'une simple invagination épithéliale à laquelle il n'est plus permis d'attribuer de fonction spéciale.

En rapprochant ces observations des précédentes, on peut conclure, sans préjuger du mode de formation du test et des processus qui y concourent, que la formation de la coquille et du périostracum est dévolue à la région du collier comprise entre la gouttière palléale et l'épithélium dorsal et que les éléments producteurs du test sont d'avant en arrière : *la* GOUTTIÈRE PALLÉALE *où se forme le périostracum avec les intéressantes poches glandulaires qui constituent la* GLANDE GLOBULIGÈNE ; *la* BANDELETTE OU GLANDE PALLÉALE, *à laquelle serait*

dévolue la sécrétion de la couche externe du calcaire; *l'*ÉPITHÉLIUM PALLÉAL *consécutif à la bandelette, qui fournit le pigment destiné à la coloration de la coquille, et complète sa calcification par le dépôt de couches organo-calcaires homologues des couches de nacre des Pélécypodes.*

Ce dernier point sera d'ailleurs complètement éclairci ultérieurement.

Quant à la production des zones pigmentées de la coquille par l'épithélium dorsal, elle ne saurait être qu'entrevue ou plutôt devinée par l'examen d'*Helix aspersa* chez qui la disposition du pigment est tout à fait irrégulière. Il en est tout autrement lorsqu'on s'adresse à une espèce dans laquelle la coloration du test affecte des formes d'une absolue régularité. C'est le cas d'*Helix nemoralis* dont la coquille est, comme on le sait, parcourue par une série de bandes brunes ou noires rigoureusement parallèles aux tours de spires et par conséquent légèrement obliques avec le péristome. Sur un animal dépouillé de sa coquille, la surface du manteau immédiatement consécutive au collier est zébrée de bandes qui tranchent en noir sur la coloration grisâtre du fond, et partent du bord postérieur de la bandelette palléale avec lequel elles forment un angle aigu, pour se terminer en pointe à un millimètre ou deux en arrière. A partir de ce point la surface du manteau reprend sa coloration uniforme. Leur nombre est toujours égal à celui des bandes colorées de la spire et leur situation coïncide exactement avec celle de ces dernières, qui les recouvrent complètement quand l'animal est en place. Ces rapports de situation suffiraient pour indiquer clairement le rôle des bandes colorées. Examinées sur des coupes parallèles au bord du collier (fig. 92, Pl. XXIII), ces bandes se distinguent fort nettement de l'épithélium environnant. Elles sont, comme lui, constituées par des cellules cylindriques à noyau ovale, occupant environ le tiers inférieur du corps cellulaire; toute la région infra-nucléaire de ce dernier reste incolore après l'emploi des teintures, seuls le noyau et le plasma de la région distale se colorent; notamment à l'hématoxyline-éosine, le premier en violet, le second en rose clair. Mais tandis que sur les cellules de l'épithélium palléal cette région distale de la cellule ne contient que quelques granulations incolores, elle est au contraire, dans les cellules de la bande colorée, complètement bourrée, à partir du noyau, de granulations pigmentaires d'un jaune brun (fig. 93, Pl. XXIII). De plus, ces cel-

lules à granulations jaunes sont d'une taille supérieure à celles du reste de l'épithélium. Elles atteignent, vers le milieu de la bande, une hauteur double de celles-ci, de sorte que, sous un grossissement modéré, les bandes pigmentaires sont non seulement mises en évidence par la coloration brune des cellules, mais encore par le relief que leur donne, sur le reste de l'épithélium, la hauteur de leurs éléments (fig. 92).

J'ajouterai que les cellules à pigment sous-épithéliales répandues à peu près uniformément chez *Helix aspersa* n'existent, chez *Helix nemoralis*, que sous les bandes de cellules épithéliales à granulations pigmentaires. Il y a vraisemblablement quelque rapport entre ces deux formations, et peut-être les granules colorés de l'épithélium doivent-ils leur origine aux cellules à pigment sous-jacentes.

De la longueur de ces bandes pigmentées de l'épithélium, qui ne dépasse pas un ou deux millimètres, on est amené naturellement à conclure que la zone du manteau qui fournit la coloration à la coquille ne s'étend pas plus loin, et que, par suite des progrès de l'accroissement, la matière colorante déposée d'une façon continue, d'arrière en avant, par ces organes, est ensuite recouverte par les sécrétions organo-calcaires, provenant de l'épithélium palléal.

Dans le plan primitif de mon travail, j'avais réservé une assez large part à la question de la coloration du test des Mollusques. « Les couleurs, dit Woodvard [1], sont ordinairement limitées à la surface qui est en dessous de l'épiderme, et sécrétées par le bord du manteau sur lequel on voit des teintes et des dessins semblables, ex. : *voluta undulata.* » Ce que je viens de dire d'*Helix nemoralis* indique qu'il doit en être de même dans tout l'embranchement. D'autre part, j'ai signalé ailleurs, chez l'*Anodonte*, une disposition analogue. On la rencontre également chez *Cardium edule*, dont le manteau est, au voisinage du muscle adducteur postérieur, couvert de cellules épithéliales à pigment d'un jaune doré, formant à la surface de cet organe des zones correspondant aux régions brunes de l'intérieur du test. L'intérêt de la question n'était pas seulement là. J'avais le projet de rechercher surtout quelles pouvaient être les causes susceptibles de faire varier la production du pigment dont la sécrétion par l'épithélium détermine la coloration de la coquille. Les coquilles des régions arctiques sont généralement blanches et

1. Woodvard, *in* Fischer, *Man. de conch.*

peu colorées, et les colorations un peu vives commencent à se manifester dans les mers tempérées pour atteindre leur maximum d'éclat dans les régions intertropicales (régions monochrome, oligochrome, polychrome de Fischer). Ces faits donnent à penser que la chaleur et la lumière ont sur la production du pigment, et par suite sur la coloration de la coquille, une influence considérable. Je trouvai donc tout naturel d'inscrire dans mon programme une série de recherches expérimentales à cet égard. Je dus malheureusement en rabattre : les coquilles à couleurs brillantes sont assez rares dans nos contrées; d'autre part, les espèces colorées de nos régions sont marines. Or, malgré tous mes efforts, il m'a été impossible, dans les mauvaises conditions d'installation où je me trouvais, de conserver assez longtemps des animaux marins vivants pour instituer des expériences qui demandaient précisément un temps considérable. Ces recherches pourront être effectuées avec fruit par des travailleurs plus heureux, dans les stations maritimes des régions méridionales. Ne voulant pas, toutefois, laisser cette question complètement de côté, je me suis adressé, faute de mieux, aux gastéropodes terrestres qui réunissent au point de vue de la vitalité et de la facilité d'élevage, sinon à celui de l'éclat des couleurs, les conditions les plus favorables pour l'observation.

Je rassemblai, à cet effet, un certain nombre d'exemplaires d'*Helix aspersa* qui venaient d'éclore depuis très peu de jours, et mesuraient tout au plus 2 à 4 millimètres de diamètre. Ces animaux étaient récoltés, dans un jardin, sur les feuilles de lilas, à mesure de leur apparition. Leur coquille était à peine colorée, transparente et très légèrement pigmentée. Je divisai mes captures en plusieurs lots que j'enfermai dans des flacons de verre cylindriques plongés jusqu'à l'extrémité supérieure dans d'autres flacons de plus grande capacité. L'espace annulaire entre les deux flacons fut rempli de liquides monochromatiques obtenus par la dissolution dans l'eau de couleurs d'aniline (bleu, rouge, vert) et, pour le jaune, de bichromate de potasse. — Je dus renoncer à l'emploi d'autres matières minérales qui m'auraient procuré une séparation plus complète des rayons lumineux, entre autres du sulfate de cuivre ammoniacal, à cause des vapeurs qui n'auraient pas manqué de nuire aux animaux en expérience. Les deux flacons étaient en effet recouverts par des capsules noircies dépassant le niveau du liquide, de façon qu'aucun rayon de lumière blanche ne pût pénétrer à l'intérieur. Un certain nombre de témoins furent conservés à la lumière, sous une cloche, d'autres dans une obscurité complète. Ces derniers périrent au bout de peu de temps. Les animaux étaient tous nourris de feuilles de divers végétaux tels que lilas, laitue, haricots, et on prenait soin de ne procéder au nettoyage des flacons et au renouvellement de la nourriture, que le soir à la lumière diffuse

d'une lampe ou d'une bougie. L'expérience dura depuis les premiers jours du mois d'août jusque vers le milieu de novembre, époque à laquelle je dus l'interrompre, faute de nourriture à donner aux animaux.

A cette époque, les dimensions de ceux-ci étaient considérablement accrues : ils mesuraient de 10 à 12 millimètres de diamètre, c'est-à-dire de 3 à 6 fois leur taille initiale. Les coquilles, chez tous les animaux élevés dans les lumières colorées, étaient toutes, sans distinction, dépourvues de pigment, absolument transparentes, et ne présentaient d'autre couleur que la teinte jaunâtre du périostracum. Quant aux animaux, leur manteau présentait les mêmes taches pigmentaires que dans les conditions normales. Les coquilles des exemplaires élevés en pleine lumière étaient, au contraire, fortement colorées et présentaient à peu de chose près la même intensité de coloration que celles des animaux de même taille recueillis au dehors, dans un but de comparaison. La nourriture ayant été la même pour chacun des lots mis en expérience, ne peut être mise en cause pour expliquer ces variations de la coloration, c'est donc à la lumière qu'il faut les attribuer. Le peu de durée de ces expériences, que j'ai dû forcément interrompre, comme on l'a vu, ne permet pas d'en tirer des conclusions d'une rigueur absolue. Il me paraît permis cependant d'en déduire que la lumière est le principal facteur de la coloration des coquilles. Quant à dire quels sont les rayons du spectre les plus favorables à cette production, j'avoue qu'il m'a été impossible de le reconnaître, puisque je n'ai pu établir entre les diverses coquilles aucune distinction : toutes sont également décolorées. Il se dégage de cette expérience que *la lumière blanche est indispensable* à la sécrétion du pigment et à la coloration de la coquille. Quant à l'action de la température, elle peut entrer en ligne de compte, mais ne saurait suffire à la production du phénomène. Si l'on rapproche ces résultats des phénomènes de pleuronectisme que présentent certains Pecten (*Amussium pleuronectes* Lin) et que l'on compare cette expérience avec celles récemment faites par M. Cunningham, de Plymouth [1], sur la coloration des poissons plats (*Pleuronectes flesus*), il semble bien que l'on soit en droit de considérer la lumière comme un des principaux facteurs des formations pigmentaires. Par l'examen des tissus des animaux soumis à ces expériences, j'ai reconnu que les cellules épithéliales du manteau ne contenaient plus de pigment coloré. Je n'ai plus rencontré dans la région distale des cellules que des granulations tout à fait incolores, seules les cellules à pigment de Leydig avaient conservé leurs caractères habituels.

Dans les diverses espèces d'*Helix* que j'ai observées (*H. aspersa*, *nemoralis*, *hispida*), j'ai toujours rencontré chez les animaux en voie d'accroissement, les mêmes organes producteurs du test, savoir la bandelette palléale et la gouttière du collier. Quant à la glande globuligène, je ne l'ai rencontrée que chez *Helix aspersa*.

1. Cf. *Revue scient.*, année 1891, 1er sem., n° 18. — *Revue des sc. pures et appliquées*, 30 avril 1892, n° 8.

Le périostracum de certains Gastéropodes terrestres est parsemé de productions piliformes qui rendent sa surface comme veloutée et sont bien visibles à la loupe. Leydig [1] s'exprime ainsi : « J'ai pu, sur les poils calcaires de l'*Helix hirsuta* et de l'*Helix obvoluta* (ici les poils présentent encore des ramifications secondaires), isoler une lamelle délicate, homogène, c'est-à-dire une cuticule, après les avoir traités par l'acide acétique. » Dans son mémoire déjà cité (53) le même auteur passe en revue les formations écailleuses ou piliformes qui recouvrent la coquille d'un grand nombre d'espèces et en donne la description chez *Helix personata*, *obvoluta*, *incarnata*, *fruticum*, *hispida*, etc., sans toutefois en rechercher l'origine. Chez *Helix hispida*, notamment, il considère les poils singuliers dont est hérissée la coquille, non comme des formations cuticulaires, mais bien comme des prolongements de la substance propre de la coquille (couche calcaire) de laquelle provient la striation des poils :

« Die Haare stehen in Schräglinien und sind nicht reine Cuticularbildungen, sondern Fortsetzung der eigentlichen Schalensubstanz (Kalkschicht) von welch letzterer die Streifung der Haareherrührt. »

Je me suis convaincu, par une étude attentive de ces formations chez *Helix hispida*, qu'elles ne sont rien moins que calcaires. Aussi bien serait-il difficile de s'expliquer leur origine si elles étaient constituées par du carbonate de chaux comme le prétend Leydig.

Les poils coniques qui hérissent la coquille d'*Helix hispida* sont disposés, comme l'a indiqué cet auteur, en lignes obliques situées à des intervalles à peu près réguliers sur la surface extérieure du périostracum, comme on peut s'en convaincre en séparant ce dernier, par la macération dans l'acide acétique faible, de la partie calcaire. Ainsi isolé, le périostracum est constitué par une fine membrane recouverte de masses réfringentes de forme irrégulière, réunies en chapelet sur une seule file, et formant des lignes parallèles très rapprochées. Ces poils qui s'élèvent sur cette membrane sont légèrement courbés, leur pointe est dirigée vers la région antérieure du test. Leur disposition est assez régulière. Ils forment parallèlement au péristome des lignes espacées d'environ 150 à 160 μ sur lesquelles ils sont distribués à des intervalles variant de 205 à 230 μ. Leurs dimensions sur un animal de 4 à 5 millimètres de diamètre sont les suivantes : longueur 250 à 330 μ, largeur 20 à

1. Leydig, *Traité d'histologie*.

30 μ dans leur région moyenne. Ils demeurent brillants dans la lumière polarisée, mais ne font point effervescence aux acides et ne changent en aucune façon d'aspect ni de forme après l'action de ces réactifs. Ils ne possèdent point de membrane limitante et sont parcourus dans toute leur longueur par des stries en spirale qui ne disparaissent pas après l'action des acides. Le réactif de Millon aidé de la chaleur les colore en rouge, ainsi que le reste de la membrane. Sur des coupes de la coquille décalcifiée, la structure des poils tranchés longitudinalement ou plus ou moins obliquement par

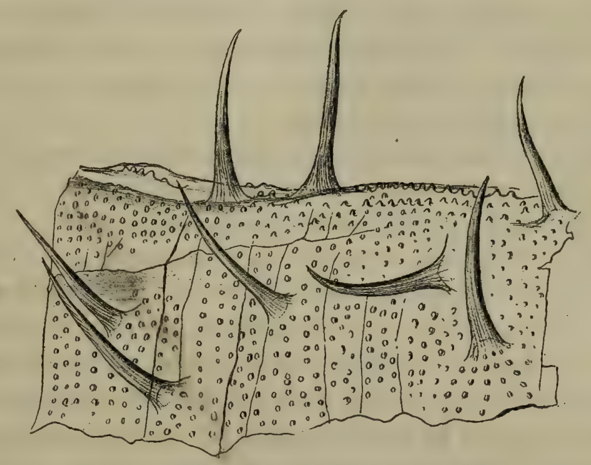


Fig. 6. — Poils du Périostracum d'*Helix hispida.*

le rasoir est mise très nettement en évidence après coloration de la préparation à l'hématoxyline-éosine. On reconnaît sur les préparations ainsi colorées que ces poils ne sont nullement creux ni pourvus d'une membrane d'enveloppe ou d'une cuticule quelconque, mais se comportent à la vue comme une masse parfaitement homogène qui prend la coloration violette de l'hématoxyline dans toute l'étendue de la surface tranchée par le rasoir. La coloration violet bleu de l'hématoxyline est limitée au poil et à une mince couche continue de même matière qui recouvre le périostracum dont la tranche est colorée en rose par l'éosine. Cette différenciation de coloration indique *a priori* deux formations différentes et d'origine distincte. Elle est nettement démontrée par les figures 94, 95 et 96, Pl. XXIII. Sur la coupe transversale (fig. 96), on voit la masse du poil colorée en violet par l'hématoxyline et parsemée de points diffus plus teintés qui sont la section transver-

sale des stries parcourant longitudinalement toute la masse. Sur un fort grossissement, ces stries sont visibles dans la coupe longitudinale (fig. 95), où le poil apparaît entouré, principalement vers sa base, d'un dépôt amorphe de matières étrangères.

Ces organes de protection du test dont le rôle semble devoir être en partie d'arrêter les substances étrangères, ne peuvent être considérés comme des prolongements directs du périostracum. Ils n'ont évidemment pas davantage la structure des replis de cette membrane chez les *Najades*. Leur aspect et leurs réactions indiquent, au contraire, qu'il faut voir en eux des productions spéciales résultant de la concrétion d'une matière organique de même nature que la conchyoline, apposée sous forme de petits cônes à la surface de la couche chitineuse du périostracum.

Le collier du manteau d'*Helix hispida* présentant les mêmes dispositions que celui des autres représentants du genre, nous ne pouvons chercher ailleurs que dans la gouttière palléale les organes producteurs de ces poils. On ne voit pas en effet, puisque l'évidence des faits observés nous contraint de voir en eux une véritable formation par apposition, en quel autre endroit cette apposition se pourrait produire. Nous sommes donc amenés par le raisonnement à admettre qu'il doit exister, dans l'épithélium glandulaire de la lèvre *antérieure* de la gouttière palléale, des cavités ou espaces intercellulaires coniques, régulièrement espacés, où s'accumulent les produits de la sécrétion des cellules épithéliales dont l'extrémité sécrète en même temps une mince couche de conchyoline à la surface externe du périostracum sécrété, lui, par l'épithélium de la lèvre postérieure. Le petit cône de conchyoline accolé par sa base à la surface de la membrane, est entraîné au dehors par les progrès de l'accroissement et ne tarde pas à prendre une consistance et une dureté suffisante.

La vérification de ce phénomène est loin d'être aussi aisée qu'on pourrait le croire, à cause de la petite taille des animaux et de la ténuité des organes à considérer. Il est, de plus, très difficile d'obtenir des coupes convenablement orientées pour corroborer avec toute la netteté désirable l'hypothèse que je viens de développer. Quoi qu'il en soit, après avoir pratiqué dans le sens frontal comme dans le sens sagittal un grand nombre de coupes en série, sur des exemplaires de cette espèce, j'ai pu me convaincre que cette explication, la seule plausible, a toutes les chances d'être la vraie :

L'aspect de la gouttière palléale d'*H. hispida* diffère en deux points de celui que présente cet organe chez *H. aspersa*. Le fond de la gouttière n'est pas occupé, comme dans ce dernier type, par une glande globuligène, bien que des formations analogues aux globules d'*H. aspersa* existent ici sur le périostracum, et les cellules épithéliales de la lèvre antérieure ne forment plus une surface continue se traduisant sur la coupe par une ligne régulière. La différenciation de l'épithélium de la gouttière correspond, au contraire, tout à fait à celle des deux substances des poils et du périostracum.

Sur la coupe sagittale, en effet, la section de l'épithélium de la lèvre antérieure est formée par deux bouquets, au moins, de cellules épithéliales séparées par une scissure (fig. 86, Pl. XXIII, *sc sc*). Sur une série de coupes parallèles à la direction de la gouttière palléale la lèvre antérieure de celle-ci est tapissée par de véritables glandes épithéliales régulièrement espacées, laissant entre elles un espace vide dont la forme correspond à celle des poils de la coquille. Cette disposition est fort difficile à rencontrer à cause de la courbure du sillon de la gouttière et aussi à cause de la direction oblique de ces cavités avec le plan de cette dernière. Lorsque la coupe passe, par suite de ces dispositions, dans un plan normal à l'axe des éléments glandulaires, on voit une série de cercles vides entourés par les noyaux des cellules glandulaires. Malgré l'extrême difficulté de cette observation, et encore que je n'aie pu trouver en place, dans les espaces interglandulaires, le produit de leur sécrétion, je me crois autorisé à attribuer à l'épithélium glandulaire de la lèvre antérieure de la gouttière palléale la fonction de sécréter les pseudo-poils du périostracum d'*Helix hispida*.

V

Céphalopodes.

Au point de vue de sa structure et de sa situation, la coquille interne des Céphalopodes présente un trop grand intérêt pour en négliger l'étude. Malheureusement, il m'a été impossible de pousser mes recherches aussi loin que je l'eusse désiré, faute de matériaux convenables. Les *Seiches* adultes que j'ai reçues à différentes époques de Cannes, grâce à l'obligeance de mon excellent ami, M. G. d'Ault du Mesnil, ainsi que de Concarneau ou même de

Cayeux-sur-Mer, me sont toujours parvenues assez fraîches pour la dissection, mais les tissus très délicats du sac coquillier n'étaient malheureusement pas en excellent état pour l'examen histologique. Il est, du reste, impossible qu'il en soit autrement : les surfaces épithéliales en contact avec la coquille sont forcément soumises, par les trépidations, à un frottement qui les détruit en partie. A cette cause de destruction vient s'ajouter encore l'altération *post mortem* qu'on ne saurait éviter malgré la rapidité du voyage. Je me suis vu forcé, pour cette raison, de faire surtout porter mes recherches sur de jeunes embryons encore enfermés dans l'œuf, mais suffisamment développés pour que mes observations fussent fructueuses. Ces embryons qui mesuraient 5 à 6 millimètres de longueur étaient assez voisins du moment de l'éclosion. N'ayant pas été recueillis en vue de ce travail (je les ai tirés du produit de pêches faites antérieurement), ils n'avaient pas été spécialement fixés mais seulement placés dans l'alcool à 70°. Leur état de conservation était suffisant, malgré cela, pour permettre l'étude des tissus du sac coquillier.

Tout le monde connaît la plume cornée du *Calmar* ainsi que la curieuse organisation du sépion ou os de la *Seiche*, dont plusieurs auteurs ont donné des descriptions détaillées.

Ce dernier présente les mêmes parties constituantes que la coquille externe des Pélécypodes. Une partie cornée, chitineuse, très visible sur les bords, surtout dans la région inférieure et terminée de ce côté par une pointe ou rostre médian et aigu, et une partie calcaire dont la structure fondamentale rappelle celle des prismes de l'*Anodonte* en ce sens qu'elle est, comme ces derniers, formée de conchyoline et de carbonate calcaire. La disposition en est différente. L'examen de coupes longitudinales et transversales du *sépion* non décalcifié permet de le considérer comme formé de trois couches qui sont : en dehors, c'est-à-dire sur la surface dorsale, une couche de cristaux calcaires fort durs qui forment la partie rugueuse et mamelonnée du *dos* de l'os de *Seiche* et se résolvent dans le microscope en une série de demi-sphéro-cristaux accolés et superposés les uns aux autres (fig. 72, Pl. XXII, ca_1). Ces cristaux présentent une double structure radiale et concentrique, et leur aspect rappelle complètement celui des cristallisations d'inuline à la surface des membranes cellulaires des Composées. Je fais à dessein ce rapprochement, car la forme même et la disposition de ces

cristaux calcaires indiquent qu'ils doivent être produits dans de conditions analogues, c'est-à-dire aux dépens d'un liquide tenant en dissolution un sel calcaire.

Dans la région médiane du sépion (fig. 72, 73, Pl. XXII, 108, Pl. XXIII), ces cristaux paraissent reposer directement sur une seconde couche calcaire unie, mais de structure bien distincte, tandis que, dans la région marginale, on voit nettement, au-dessous de la couche de sphéro-cristaux, une membrane organique de nature chitineuse, *per*, très épaisse sur les bords, de plus en plus mince sur la ligne médiane, jusqu'à cesser bientôt d'être apparente. Cette dernière couche, jaunâtre et réfringente, se clive dans le sens longitudinal et présente les mêmes caractères optiques que le périostracum des Pélécypodes.

La deuxième couche calcaire dont il vient d'être question débute, sous cette membrane, vers le bord du sépion où elle est encore fort mince, elle s'épaissit graduellement, à l'encontre de la matière organique, sous laquelle elle repose, jusque vers la ligne médiane, où elle atteint sa plus grande épaisseur. Bien avant ce point, elle paraît recouverte par les sphéro-cristaux de la couche externe dont les zones radiales et concentriques sont souvent accentuées par un dépôt de pigment diffus brunâtre (fig. 108, ca_1). Cette couche est striée par des lignes obliques à sa surface, marchant du dedans au dehors, et d'autres dirigées en sens contraire, mais formant un angle moins aigu. Immédiatement après, vient une troisième couche calcaire (fig. 72, 73, 108, ca_3) beaucoup moins épaisse, constituée par des prismes disposés normalement à la surface de la couche précédente, et contenant également des lignes longitudinales de pigment diffus qui paraissent marquer les étapes de son accroissement en épaisseur. Sur cette dernière couche, s'appuient obliquement de minces cloisons organo-calcaires courbes et concentriques qui forment la trame de la partie molle et friable de l'os de *Seiche* (fig. 72, 73, *cl*). Entre ces cloisons et, sur les bords, entre elles et la couche la plus interne de la région dorsale du sépion, se dressent perpendiculairement à leur surface, de minces et fragiles colonnettes organo-calcaires diversement contournées et striées transversalement. La vue des figures 72, 73, 79, 87 et 99 me dispensera d'une plus longue description.

Tandis que la partie supérieure de la couche interne du sépion est lisse et bombée, la partie inférieure, concave, est striée transver-

salement par des zones concentriques à la surface desquelles se voient, en certains endroits, les traces d'un dépôt de pigment diffus. Sur des coupes longitudinales, la disposition est la même.

Des coupes longitudinales et transversales d'embryon de 5 à 6 millimètres de longueur avant ou après la décalcification permettent d'expliquer, sinon complètement, du moins en grande partie, la formation de la coquille interne de la *Seiche*.

Le sac coquillier, complètement clos de toutes parts, est limité, vers la partie dorsale de l'animal, par le tégument qui forme le plafond du sac et, vers la partie ventrale, par une très fine membrane qui en constitue le plancher. Sur les côtés, dans une invagination du derme, est logée la membrane chitineuse homologue du périostracum des Pélécypodes. Le sépion enfermé dans le sac ainsi constitué et clos de toutes parts, présente déjà la même structure que chez l'animal adulte, seulement les colonnettes calcaires y paraissent un peu moins serrées. Carl Vogt[1] dit que chez les jeunes *Seiches* le sépion est exclusivement corné; il n'en est rien, du moins chez les embryons de la taille de ceux que j'ai été à même d'examiner. J'ai toujours rencontré chez ces individus un sépion calcaire dont les couches concentriques sont visibles à la loupe, et dont les colonnettes, au début de leur formation, présentent la dichotomie déjà indiquée par Köllicher (12) en 1844. Ces colonnettes examinées sous un fort grossissement paraissent transversalement striées par des lignes rigoureusement parallèles entre elles, homologues des cloisons transversales des prismes de l'*Anodonte*, et qui paraissent être les traces de leurs accroissements successifs. Chaque couche de ces colonnettes ou prismes dichotomiques est séparée de la suivante par une membrane organique qui s'imprègne de calcaire. Il est difficile, à cause de la présence de ce sel, d'obtenir des coupes de l'embryon dans lesquelles les rapports de ces différentes parties soient conservés intégralement. La décalcification, d'autre part, ne laisse plus subsister que les membranes transversales qui séparent les couches de colonnettes, et encore, le dégagement des bulles gazeuses produit par l'action des acides, ne contribue pas, en déplaçant ces membranes, à augmenter la clarté des images obtenues. Quoi qu'il en soit, en étudiant patiemment une série de coupes longitudinales et transversales, on arrive à rencontrer assez de points

1. C. Vogt, *Traité d'anat. comparée pratique.*

intacts pour se faire une idée de la structure du sépion. C'est ainsi que, dans une coupe longitudinale d'un de ces embryons non décalcifiés, débité en séries, j'ai rencontré, sur un jeune prisme dichotomique demeuré adhérent au plafond du sac coquillier, d'une part, à la membrane basale, de l'autre, des traces non équivoques de son accroissement par la base (fig. 84, Pl. XXIII). J'ai reconnu en effet que cette partie *a*, *a* se colore en rose par le carmin. Sa réfringence est moindre que celle des parties supérieures qui sont complètement calcifiées; il y a donc dans cette région de la conchyoline non encore durcie ou incomplètement imprégnée de calcaire. Les prismes paraissent donc s'accroître par dépôts successifs de matière organique et calcaire à la façon des cristaux. A sa partie supérieure, ce jeune prisme adhère à une couche calcaire continue dont les éléments cristallins sont disposés normalement à la surface du sac coquillier. Immédiatement contre cette couche, et en complète adhérence avec elle, on voit une zone fortement coloré en rouge par le carmin, plus épaisse vers les bords et dans laquelle je crois devoir reconnaître l'ébauche de la couche cornée. Je n'ai pu la suivre jusqu'au milieu du plafond du sac où le rasoir a brisé, disséminé les éléments du sépion de tous les côtés. Vient ensuite le plafond, c'est-à-dire le tégument constitué par une lame de tissu musculaire entre deux couches fibreuses dont la plus externe contient les chromatophores, et qui est protégée par un épithélium cylindrique.

Il convient de remarquer que, chez l'embryon, la paroi du plafond du sac coquillier n'est en aucune façon et en aucun point recouverte d'épithélium, et qu'on ne rencontre, de ce côté, aucun élément cellulaire auquel on puisse attribuer la sécrétion du test.

L'examen de la face ventrale du sac, c'est-à-dire de son plancher ainsi que de ses deux lèvres, montre que c'est à ces seules parties qu'est réservée la formation du sépion. C'est dans cette seule région, en effet, que se rencontrent des éléments glandulaires, contrairement à l'opinion émise par Siebold [1]. Examinée à l'œil nu ou mieux à la loupe, la membrane qui forme le plancher du sac coquillier et qui est, par conséquent, en contact direct avec la face ventrale du sépion, est striée par des bandes alternativement opaques et transparentes qui paraissent correspondre aux zones de la coquille. Sur la partie inférieure, se dessine également en blanc l'image du rostre.

1. Siebold et Stannius, *Traité d'anat. comparée.*

Je n'ai malheureusement pu obtenir de coupes de cette membrane qui pussent me renseigner sur la nature de ces lignes blanches. Mais, sur l'embryon, j'ai toujours rencontré à la surface du plancher du sac coquillier un épithélium glandulaire dont les cellules ont un gros noyau basal coloré par le carmin et l'hématoxyline. Le plasma cellulaire se colore en rose dans la région distale, il est granuleux de même que le noyau. Ce tissu étant complètement détruit et informe, chez les adultes que j'ai examinés, je n'ai pu l'observer dans son complet développement, mais je pense que les zones blanches dont je viens de parler ne sont autre chose que des régions de cet épithélium plus développées et en pleine sécrétion. Je base cette opinion sur l'observation suivante. Dans des coupes longitudinales de l'embryon, j'ai constaté sur l'épithélium du plancher du sac coquillier des zones où les cellules atteignent des dimensions plus considérables, formant ainsi une série de renflements successifs qui me paraissent être la coupe des bandes dont il vient d'être question. J'ai rencontré en plusieurs endroits, à la surface de cet épithélium, la trace de fines membranes sécrétées par lui. Son rôle serait donc analogue à celui de l'épithélium nacrigène dont il se rapproche beaucoup par ses caractères extérieurs. Peut-être les régions plus opaques de la membrane sont-elles plus spécialement chargées de sécréter de la conchyoline?

Vers les angles ou, si l'on veut, les lèvres du sac coquillier, l'épithélium passe, insensiblement, comme toujours, à une forme différente. La hauteur des cellules augmente, et leur axe n'est plus normal à la direction de leur membrane basale; leur noyau allongé remplit presque toute la cellule, il se colore fortement au carmin comme à l'hématoxyline; quant à l'extrémité distale de la cellule, elle prend une teinte rose ou violet pâle. Bien que je n'aie pu obtenir une fixation suffisante des tissus de l'adulte pour déterminer exactement la forme de ces éléments cellulaires, je puis conclure, des caractères que je viens d'énumérer, que ce sont des cellules chitinogènes dont, peut-être même, — mais je ne puis l'affirmer, — l'extrémité se transforme en la substance cornée du sépion. La largeur de cette zone est d'ailleurs fort mince et à peu près égale, précisément, à celle de l'aile chitineuse de la coquille. Je ne crois pas trop m'avancer en la considérant comme chargée de la sécrétion de la partie cornée, et par conséquent de l'accroissement de la coquille par ses bords. On conçoit aisément qu'avec les progrès de

l'accroissement, les cellules deviennent de plus en plus fortes, et partant leur sécrétion plus abondante, ce qui explique du même coup, pourquoi l'épaisseur de la couche cornée va en augmentant des parties médianes de l'os de *Seiche* jusqu'à ses bords.

La région correspondante du plafond du sac coquillier m'a toujours paru, sur les coupes d'embryon, dépourvue de tissu épithélial et d'éléments sécréteurs quelconques. Cependant, sur des coupes de la région latérale du sac coquillier de l'adulte, j'ai retrouvé des traces manifestes d'un épithélium recouvrant le plafond de la poche jusqu'à une faible distance de ses lèvres. Les cellules, mal fixées dans mes préparations, j'en ai indiqué plus haut la raison, paraissent pourvues d'un noyau granuleux. Je ne me dissimule pas combien ces observations sont incomplètes. Elles appellent évidemment un complément de recherches que je ne puis que regretter de ne pouvoir momentanément entreprendre. Toutefois, je les crois, telles qu'elles sont, suffisantes pour permettre de tenter l'explication de la genèse du sépion.

Ce que je viens de dire de l'épithélium de la face ventrale du sac ne laisse pas de doute sur le rôle de ce dernier : les cellules allongées à noyau fortement coloré des angles du sac sont les éléments sécréteurs de la couche chitineuse; quant aux cloisons du sépion, et aux colonnettes calcaires qui les réunissent, elles ne peuvent procéder que de la sécrétion des cellules épithéliales cylindriques qui recouvrent le plancher du sac coquillier. J'ai montré que les colonnettes calcaires s'accroissent par crues successives dont les témoins sont les stries parallèles qui les sillonnent. J'ai d'autre part rencontré dans plusieurs de mes préparations au-dessus de l'épithélium du plancher du sac, des traces de membranes évidemment sécrétées par lui, à la façon des membranes de la couche de nacre ou mieux de celles qui traversent la couche de prismes des *Najades*. Le phénomène me paraît devoir être tout à fait semblable au fond; seulement les prismes calcaires revêtent ici une forme singulière et les membranes sont plus espacées. Peut-être faut-il chercher l'explication de ce fait dans la présence de gaz sécrétés par l'épithélium entre les membranes organiques. L'existence de gaz dans l'os de la *Seiche* est depuis longtemps signalée par Swammerdam. Leydig, dans son *Traité d'histologie*, considère cette opinion comme à peine plausible. « Pourquoi, dit-il, l'os, au sortir de l'animal n'absorberait-il point l'air atmosphérique? » L'analyse des gaz du

sépion faite par Paul Bert[1], qui les reconnut composés de 97 p. 100 d'*azote* et 2 à 3 p. 100 d'oxygène avec des traces d'acide carbonique, réduit à néant l'opinion de Leydig. Pour ma part j'ai toujours observé sur des embryons disséqués sous l'alcool et extraits d'*œufs* conservés dans ce liquide, n'ayant jamais eu, par conséquent, de contact avec l'atmosphère, que les colonnettes calcaires paraissent, sous le microscope, entourées d'une gaine noirâtre qui présente toutes les propriétés optiques des bulles gazeuses. Mais je ne saurais être complètement affirmatif à cet égard, n'ayant pu observer d'embryons vivants.

Harting (40) a obtenu, par la réaction du carbonate de soude ou de potasse sur le chlorure du calcium, en présence de l'albumine et à l'air libre, des lames organo-calcaires diversement contournées grimpant au-dessus du niveau du liquide et qu'il compare lui-même aux « *lames plissées* » de l'os de *Seiche*. Je le cite textuellement : « Ces lames, dit-il, qui ressemblent tout à fait à celles de l'os de la *Seiche* ne se sont pas formées au sein du liquide, mais à quelques millimètres au-dessus de son niveau, c'est-à-dire dans l'air. » Ailleurs, parlant des lames obtenues autour d'un cristal de carbonate de soude placé dans l'albumine contenant du chlorure de calcium, il attribue leur accroissement à la capillarité qui élève le liquide entre les lames au-dessus de son niveau général, et considère les stries souvent très régulières observées sur ces lames, comme autant de lignes d'accroissement. L'auteur ajoute : « Il paraît que la naissance de cette dernière espèce de lames exige la présence de l'acide phosphorique, car elles ne se forment pas ni dans l'albumine ni dans la gélatine, ni dans le mélange des deux liquides avec un carbonate alcalin seul, mais elles apparaissent lorsqu'on ajoute une petite quantité d'un phosphate. »

Or, je me suis assuré que la solution des couches feuilletées de l'os de *Seiche* dans l'acide azotique précipite en jaune par le molybdate d'ammoniaque. La présence de l'acide phosphorique n'y est donc pas douteuse. Si donc on rapproche la présence du phosphate de chaux et celle de gaz dans le sépion, et qu'on remarque que la position normale de la *Seiche* est la position horizontale, dans laquelle la situation des colonnettes lamelleuses est presque verticale, on verra que l'os de seiche se trouve dans les conditions

1. Harting, *Recherches de morphologie synthétique, etc.* (40).

indiquées par Harting pour la production de lames calcaires feuilletées.

N'ayant pu constater dans les cellules du sac coquillier aucune différence sensible de forme, il m'est difficile de pouvoir dire si la production de ces lamelles est réservée à un groupe particulier de cellules. Mais, d'après les recherches dont j'exposerai plus loin les résultats, j'ai été amené à penser que chez la *Seiche* comme chez les autres Mollusques, la cristallisation du carbonate de chaux doit se produire aux dépens et au sein d'un mucus sécrété par l'épithélium. Quant à la cause déterminante de la forme singulière des lamelles du sépion, elle m'a jusqu'ici échappé, et je ne puis que donner, pour ce qu'elle vaut, l'hypothèse que m'a suggérée l'expérience de Harting.

Quelle est maintenant l'origine de la couche granuleuse calcaire qui recouvre la face dorsale du sépion, la seule dont nous ne puissions retrouver l'homologue chez les Pélécypodes? On peut supposer que ces formes cristallines sont produites par du mucus contenu dans le sac coquillier. La forme même de ces cristaux indique, comme je l'ai dit plus haut, qu'ils prennent naissance dans un liquide. Mais quelle est l'origine de ce mucus?

J'ai été assez heureux pour rencontrer à la surface dorsale du sépion de jeunes embryons, des formations qui me paraissent expliquer la genèse de ces cristallisations.

Le jeune sépion arraché de l'embryon sous l'alcool et porté, toujours baigné de ce liquide, sur la platine du microscope y apparaît recouvert, sur toute sa surface dorsale, d'un grand nombre de globules réfringents sphériques de diamètres variables. Ces globules disparaissent par la dessiccation, et avant même que l'alcool soit complètement évaporé, on peut voir les plus gros se remplir de granulations extrêmement fines qui les rendent opaques. On verra que j'ai observé, dans la presque totalité des animaux que j'ai examinés, des globules analogues au bord de la coquille. Ces globules, probablement formés comme les autres de matière albuminoïde et de calcaire, sont très abondants sur les bords du sépion et sur la surface de ses ailes chitineuses. Leur localisation dans cette région me donne à penser qu'ils pourraient bien tirer leur origine de la couche épithéliale que le mauvais état des animaux adultes observés ne m'a permis que d'entrevoir sur les parties latérales du plafond du sac coquillier. Sphériques ou elliptiques,

quelquefois même irréguliers, ces corpuscules sont d'une transparence parfaite. J'ai rencontré chez quelques-uns d'entre eux la forme géminée signalée par Harting dans ses cristaux doubles. L'action de la teinture de cochenille détermine, en même temps que la coloration de ces globules en *violet*, la formation, dans leur intérieur, d'autres globules plus petits au nombre de trois ou quatre, également réfringents et d'une foule d'autres granulations très fines qui remplissent l'espace libre (fig. 103). L'eau dissout complètement ces corps qui disparaissent dès qu'on introduit sous le couvre-objet une goutte de ce liquide.

Qu'ils soient le résultat de l'action de l'alcool sur le mucus, c'est possible et leur dissolution dans l'eau le rend probable, mais en tout cas l'existence d'un mucus aux dépens duquel ils se forment me paraît indéniable. Ceci nous permet d'admettre que ce mucus est l'origine des granulations calcaires de la face dorsale du sépion, et que celles-ci ne se forment que sur la région marginalede l'os, en regard des cellules que j'ai entrevues, et sur la couche chitineuse qu'elles accompagnent dans son développement.

Nous pouvons donc considérer l'os de la *Seiche* comme formé de trois parties principales résultant de la sécrétion des tissus du sac coquillier, et dont deux peuvent être regardées comme les homologues du périostracum et des couches calcaires des Pélécypodes. Quant à la troisième, sa présence n'a rien d'étonnant puisque le périostracum est recouvert par le manteau.

Si l'on veut pousser la comparaison jusqu'à ses dernières limites, il serait possible d'assimiler aux régions marginales et dorsales du manteau des Pélécypodes les lèvres et le plancher du sac coquillier de la *Seiche*, et de trouver une homologie très plausible entre ces diverses parties. Il suffit pour cela de supposer le manteau d'un Pélécypode étalé de telle façon que les deux sillons marginaux, qui donnent naissance à la coquille et au périostracum, se trouvent dans un plan horizontal, et d'admettre que le feuillet branchial du lobe palléal se divise en avant et en arrière en deux prolongements dont l'un ferme le sac coquillier, l'autre la cavité viscérale. Dans cette position l'épithélium du sillon formera le périostracum sur les bords et se continuera avec celui de toute la surface palléale qui fournira les formations calcaires, comme cela se passe chez la *Seiche*. Ainsi envisagée la formation de la coquille de la *Seiche* rentre, abstraction faite du ligament devenu inutile, dans la règle générale

et la genèse des coquilles internes ne saurait être considérée comme une exception ou une singularité.

On sait que la partie supérieure de la couche feuilletée de la *Seiche* est bombée, tandis que la partie inférieure est creuse et sillonnée de zones concentriques. Cette disposition a donné à penser que la région inférieure du sépion est l'objet d'un *remaniement* et d'une dissolution par les cellules de l'épithélium adjacent. Je n'ai rien pu trouver jusqu'ici qui puisse infirmer ou confirmer cette opinion. Toutefois, la présence que j'ai pu constater, de dépôts de pigment dans certaines régions et notamment vers le début de la partie creuse semble peu favorable à cette interprétation.

Loligo vulgaris, Lamk. Chez le *Calmar*, la coquille interne est réduite à une lame de matière cornée sur laquelle ne se produit plus aucun dépôt calcaire. C'est le gladius, vulgairement appelé la plume du *Calmar*, aussi large que le corps, et consolidé par une saillie médiane qui règne sur toute sa longueur. A cette modification correspond une modification des tissus des membranes du sac coquillier. Je n'ai pu observer la structure histologique de ces membranes que sur de très jeunes embryons dans lesquels le gladius était déjà formé. Cette lame est chez l'embryon appliquée contre le plafond de la poche, lequel est, comme chez la *Seiche*, dépourvu d'épithélium. En son milieu, cette lame est plus épaisse et prend la courbure d'un accent circonflexe (fig. 131, Pl. XXIII). Quant au plancher de la poche, très rétréci dans la région antérieure du corps, il est tapissé de larges cellules épithéliales à gros noyau vivement colorés par le carmin et dont le contenu cellulaire supra-nucléaire est granuleux. Ces cellules qui paraissent dépourvues de membrane distale présentent les caractères des éléments chitinogènes, c'est d'elles que procède le gladius; nous assistons là à la formation de sa partie étroite et épaisse. Dans la région médiane du corps où le gladius atteint sa plus grande largeur, il devient de plus en plus difficile sur mes coupes d'embryon d'apercevoir les cellules épithéliales du plancher du sac coquillier, dont les dimensions sont un peu réduites. On peut cependant en suivre la trace jusqu'à l'extrémité inférieure du sac.

La poche de la coquille chez *Loligo vulgaris* est donc pourvue d'un seul élément sécréteur : l'élément chitinogène, et la coquille peut être considérée, chez ce type, comme réduite au seul périostracum.

SECONDE PARTIE

VI

Accroissement du test de l'Anodonte (Prismes).

Après ce que nous venons de dire de la structure histologique de la région palléale et de l'organisation du test et de ses parties accessoires dans les divers types des Mollusques étudiés, on peut déjà considérer comme tout à fait confirmée l'opinion de Réaumur et des nombreux zoologues qui regardent avec lui la coquille comme un produit de la sécrétion du manteau. J'ai prouvé que le fait ne saurait être contesté, en ce qui concerne les parties de nature chitineuse, telles que le ligament et le périostracum, l'observation qui précède a fait voir que le même mode de sécrétion se rencontre dans la formation des coquilles internes des Céphalopodes. Les diverses observations que j'ai précédemment rapportées tendent à démontrer qu'il en est de même des parties calcaires et que, si celles-ci ne sont point un produit immédiat et direct des cellules épithéliales déposé par couches successives, comme c'est le cas cependant, pour le ligament, par exemple, elles ne sauraient avoir d'autre origine. C'est en effet à un produit fluide, de composition variable suivant les régions du test, produit sécrété par des éléments cellulaires *calcigènes* différenciés par leur forme et leurs réactions des éléments chitinogènes, qu'il est réservé de donner naissance, grâce à des phénomènes consécutifs à sa sécrétion, aux parties calcaires du test.

C'est ce que j'ai déjà fait pressentir et que je crois pouvoir établir définitivement dans les pages qui vont suivre.

Il découle naturellement de cette conception de son mode de formation, que l'on doit considérer la coquille comme une masse absolument inerte, dont la structure est le résultat de l'activité des cellules épithéliales, mais qui, dépourvue, au point de vue biologique, de toute organisation, est incapable de s'accroître, en dehors bien entendu des phénomènes purement mécaniques, tels que la séparation moléculaire et la cristallisation.

Si j'insiste de nouveau sur ce point, c'est qu'une certaine école

allemande, avec Kœnigsborn et Müller, voit dans la coquille des Mollusques une substance vivante; je ne veux pas fatiguer le lecteur par l'énumération des singuliers arguments qu'ont élaborés à l'appui de leur thèse les auteurs précités. Il en est un cependant que je ne puis passer sous silence, car il montre jusqu'où peut se laisser entraîner un esprit guidé, dans des recherches scientifiques, par des idées préconçues.

Von Nathusius Kœnigsborn conclut d'une série de mensurations de la couche de prismes, à des endroits correspondants, chez des *Anodontes* d'âges différents, que l'accroissement de cette couche se fait par intussusception dans toutes les parties du test. Il veut bien reconnaître qu'il existe, au bord de la coquille, un accroissement par apposition, mais il ne lui accorde qu'une minime importance, et pour lui, les 3/4 de l'accroissement de la coquille sont dus à l'intussusception. Quelque rigueur que l'auteur veuille bien accorder à sa méthode de recherches, celle-ci me paraît beaucoup moins sûre qu'il le veut bien admettre. Et d'abord, la comparaison de deux valves d'âges différents même à des points exactement concordants et situés à égale distance d'un point invariable, tel que le sommet de la valve, est-elle susceptible d'amener des résultats d'une précision telle qu'on en puisse tirer des conclusions rigoureuses? Évidemment non : il faudrait pour cela supposer que deux individus sont, au même moment de leur existence, pourvus d'organes de dimensions égales, ce qui est évidemment inadmissible. Inutile d'insister sur ce raisonnement dont la base est dépourvue de toute solidité. Si l'on compare, sur une préparation à la meule d'une valve d'*Anodonte*, les régions marginale et apicale, il est aisé de voir (fig. 76, 77, Pl. XXII) que les dimensions des prismes sont fort différentes; très petits dans la région apicale, et formés d'une seule couche, ils sont au contraire beaucoup plus volumineux près de la marge, et en rapport avec les dimensions de l'animal. La couche de nacre, au contraire, très épaisse dans la région de l'umbo, devient de plus en plus mince vers la marge. Ceci montre bien, comme je l'ai déjà indiqué, que l'accroissement des couches de nacre se fait par appositions successives, depuis le plus jeune état de la coquille, tandis que les formations de prismes n'ont lieu qu'à la marge de la coquille, où leur dépôt ne peut se produire que sur une largeur correspondante à la zone épithéliale qui précède immédiatement l'épithélium nacrigène. Naturellement plus l'animal est développé,

plus ses tissus sécréteurs sont volumineux et actifs, et plus la couche de prismes est épaisse et formée d'éléments de taille considérable. En un mot, la couche de prismes conserve toujours, au sommet, chez l'adulte, la structure qu'elle avait au début de son accroissement, et les parties les plus vieilles de cette couche sont toujours les plus minces, à l'encontre de ce qui a lieu pour la couche de nacre. Avant de rechercher quel est le mode physiologique de la formation du test, il importe de bien établir quelle est la marche de son accroissement.

Il suffit de jeter les yeux sur une coupe à la meule d'une valve d'*Anodonte* pour voir que la couche de prismes, toujours effilée sur la tranche de la coquille, n'est pas continue, mais constituée, dans la région marginale, par une série de formations successives toujours superposées les unes aux autres et présentant leur maximum d'épaisseur vers le milieu. Chacune de ses formations correspond à une période d'accroissement, à une *crue* de la coquille.

Le périostracum recouvre toujours la face externe des prismes, mais, sur leur face inférieure, on rencontre sur les coquilles adultes, une membrane de même aspect et de même couleur, qui sépare les deux couches de prismes et diminue graduellement d'épaisseur depuis la tranche, jusqu'au début de la nouvelle formation (fig. 12, Pl. XIX). Les extrémités inférieures et supérieures des prismes, constituant les deux couches superposées, s'engrènent dans cette membrane avec laquelle font corps les membranes verticales de conchyoline qui les séparent. Sur une coupe de cette région ayant subi un commencement de décalcifiction (fig. 59, 60, Pl. XXII), la membrane qui sépare les prismes n'est pas continue dans la partie la plus éloignée du bord ; on voit dans cette région, autour des cloisons verticales des prismes, des épaississements plus ou moins réguliers de conchyoline (fig. 60, *ep*) dont la réunion ne tarde pas à former une couche continue. Il a donc dû se faire à un moment donné, en cet endroit, une séparation de matériaux dans laquelle a prédominé la matière organique dont la production a marché en croissant, à partir de ce point, jusqu'à l'extrémité de la valve. Puis, ce premier dépôt effectué, le calcaire a été sécrété en proportions telles, qu'une nouvelle couche de prismes a pu se former au-dessous de la précédente. Si on se reporte à la préparation représentée figure 35, dans laquelle nous avons constaté la sécrétion, par la face externe du feuillet conchylien, d'une masse homogène organique, on pourra

penser que cet épithélium peut, suivant les circonstances, faire varier la composition des produits qu'il sécrète. Il n'est pas impossible par exemple, qu'au début de chaque crue de la coquille, la matière organique prédomine dans les produits de sécrétion des cellules épithéliales.

Mais cette explication n'est pas la seule plausible, et il est même probable que les choses peuvent, dans certains cas, se passer autrement. Il résulte d'observations dont on lira plus loin le détail, que, lorsque l'animal est forcé de réparer une brèche faite à la marge d'une de ses valves, c'est toujours par la reformation d'une couche de périostracum en arrière du point blessé que débute cette réparation. Il n'est donc pas illogique d'admettre que les choses puissent se passer ainsi dans l'accroissement normal, et que le périostracum, membrane toujours molle à l'origine, puisse en se repliant sous le bord de la valve, s'accoler à la surface interne de la couche de prismes, et servir ainsi de substratum à de nouvelles formations calcaires.

C'est vraisemblablement ce qui a lieu dans un grand nombre de cas. La facilité qu'a, du reste, l'animal de rétracter ou d'allonger considérablement les feuillets du lobe palléal doit lui permettre de reporter plus ou moins en arrière la zone épithéliale sécrétée.

Mes préparations m'ont fourni, à maintes reprises, des preuves évidentes de la production et du dépôt de membranes organiques molles et d'une extrême finesse, à la surface interne des couches de prismes. La figure 37, Pl. XX, en est un exemple. On voit dans cette préparation les cavités du périostracum où prennent naissance les prismes, dont la partie calcaire est toujours peu développée près de la tranche, recouvertes par une mince membrane en continuité avec le périostracum. Il m'est arrivé d'isoler, chez une *Anodonte* adulte, sur la face interne du périostracum, dans sa partie la plus jeune, entre celui-ci et l'épithélium, une très mince membrane pourvue d'alvéoles prismatiques, dont le relief était sensible sous un grossissement de 300 diamètres (fig. 83, Pl. XXIII). L'une de ces cavités présentait à la lumière polarisée une croix obscure. Ces exemples, qu'il est inutile de multiplier outre mesure, montrent que l'épithélium du feuillet conchylien du lobe palléal sécrète des membranes organiques très minces destinées, soit à renforcer directement le périostracum, en s'appliquant sur sa face interne, soit à s'accoler aux prismes déjà formés.

Comment se forment ces derniers? Il est assez difficile de se pro-

noncer à cet égard d'une façon définitive. J'ai déjà indiqué qu'ils ont, sans contredit, pour origine des sortes de cavités éparses à la surface interne du périostracum, dans le contenu réfringent desquelles s'opère la dissociation du calcaire qui cristallise, et de la conchyoline qui constitue l'enveloppe du cristal, l'alvéole du prisme. Ces formations sont-elles individuellement en rapport, à leur origine, avec les cellules épithéliales? J'ai vainement cherché à le reconnaître, et, à la vérité, je doute fort qu'il en soit ainsi. L'irrégularité que présentent ces jeunes formations ne permet pas d'admettre cette hypothèse. Sont-elles dues comme le veut Harting (40) à des gouttelettes d'albumine provenant isolement des cellules? J'ai souvent rencontré, dans mes préparations, tout près de la tranche de la coquille, au voisinage du point où le périostracum se replie pour recouvrir la couche de prismes, des formations globulaires à contenu granuleux, pourvues souvent de plusieurs noyaux qui prennent la coloration des teintures (fig. 14, Pl. XIX). D'autre part en raclant avec un scalpel l'épithélium externe du feuillet conchylien ou en le dissociant, j'ai pu observer, dans le mucus recueilli, diverses formations assez intéressantes pour arrêter un instant notre attention. Ces formations répondent aux trois types suivants :

1° Des cellules allongées à noyau ovale, granuleux, munies d'un ou deux nucléoles, se colorant par le carmin. Ces cellules ont un plasma granuleux dans la région distale dont la membrane est si mince, qu'on pourrait presque douter de son existence.

2° Des globules transparents, jaunâtres, réfringents, et de taille très variable. Ils ne contiennent généralement aucun élément figuré; quelques-uns paraissent posséder une sorte de nucléole brillant.

3° Des globules plus grands, sphériques, dont le noyau ovale et granuleux est fixé contre la paroi cellulaire. De ce noyau rayonnent des traînées plasmiques granuleuses (fig. 39, Pl. XX). Ces éléments, qui se colorent au vert de méthyle, se retrouvent toutes les fois qu'on examine le mucus de l'*Anodonte*. Il en sera question plus loin. Au point de vue qui nous occupe, la seconde forme est de beaucoup plus intéressante : incolores, d'aspect un peu adipeux, ces globules peuvent se cloisonner intérieurement, sans que leur contenu paraisse se différencier autrement.

En examinant dans l'eau distillée l'épithélium dissocié du feuillet conchylien, j'ai vu sortir de l'extrémité de quelques cellules, sans toutefois constater la moindre ouverture à la membrane, des glo-

bules d'aspect identique à ceux-ci. Mais peut-être cette production était-elle d'ordre pathologique et consécutive de phénomènes d'osmose, car les cellules devenaient turgescentes à leur extrémité. Quoi qu'il en soit, la nature muqueuse de ces globules et leur sécrétion par l'épithélium ne sauraient être niées. Dans les conditions normales le mucus est-il sécrété sous cette forme ou à l'état de liquide amorphe? C'est ce qu'il est bien difficile d'établir. Dans l'un ou l'autre des cas, je suis convaincu que l'agent de la formation des prismes est le mucus, qui contient, comme on le verra plus loin, un sel calcaire associé à des substances albuminoïdes.

Les expériences déjà citées de Harting ont établi que des formations analogues aux prismes de la coquille des *Najades* peuvent prendre naissance au sein de liquides, sans l'intervention d'aucun élément figuré, pourvu que le carbonate de chaux puisse exister à l'état naissant dans le liquide, en mélange avec des matières albuminoïdes. J'ai moi-même réalisé la formation de ces *calcosphérites*, comme les appelle Harting, de la façon suivante. En mélangeant à une solution de chlorure de calcium dans l'eau albumineuse obtenue par le battage d'un blanc d'œuf avec de l'eau distillée, une solution de carbonate sodique ou de bicarbonate de potasse, on obtient sur la lamelle un précipité d'abord amorphe et granuleux, dont on peut suivre le développement sous le microscope : il ne tarde pas à se former une série de petites sphères réfringentes augmentant assez rapidement de volume. Tantôt régulièrement sphériques, tantôt elliptiques, ces corps peuvent s'accoler deux à deux ou s'agglomérer en plus grand nombre, pour former une masse mamelonnée. On voit bientôt apparaître dans leur intérieur des traces non équivoques de cristallisation, et la croix noire qu'y fait apparaître la lumière polarisée décèle leur structure à la fois concentrique et radiée. Ces sphérules ont une tendance à se grouper pour former un réseau polygonal. Elles semblent augmenter de volume par voie d'osmose, et adhèrent au porte-objet. On voit qu'elles se comportent comme les jeunes prismes de l'*Anodonte*. J'ai eu, à différentes reprises, occasion d'examiner, sur les membranes organiques sécrétées par des *Anodontes* forcées de réparer les brèches de leur coquille, des formations analogues, à côté de cristallisations calcaires de formes très diverses.

J'ai déjà signalé plus haut, que sur de jeunes individus de deux centimètres environ de longueur, j'ai souvent rencontré à la face

interne du périostracum, des globules jaunâtres brillants, dont les dimensions variaient entre 3 et 4 μ de diamètre. Isolés ou réunis par petits groupes, ils ne se colorent pas à l'hématoxyline. La teinture de cochenille, qui colore la membrane du périostracum en rose, est sans action sur eux. Il en est de même de l'acide acétique. Ils ne paraissent donc pas contenir de sels calcaires. Enfin, après un séjour de dix-huit heures à la chambre humide, dans une dissolution concentrée de chlorure de calcium, ils demeurent sans action sur le rayon polarisé, et n'ont changé ni d'aspect, ni de forme, ce qui démontre qu'ils ne contiennent pas de carbonate alcalin. Sur une coupe transversale en paraffine, après fixation par l'acide osmique, on retrouve ces globules dont la section forme, de place en place, des renflements hémisphériques; les petites cavités circa-globulaires dont j'ai constaté plus haut l'existence ne sont plus visibles.

Il me paraît difficile de ne pas accorder à ces formations, qui doivent être purement albuminoïdes, un rôle dans la formation des prismes. Leur abondance, comme je l'ai constaté, n'est pas toujours aussi grande, et leur apparition en grand nombre à la surface du périostracum est sans doute concomitante avec le début de la formation d'une couche de prismes dont ils sont peut-être l'amorce, en quelque sorte.

La présence constante de formations globulaires albuminoïdes sur le périostracum et dans le mucus palléal de la plupart des espèces que j'ai observées me confirme dans cette opinion. J'ai cité un fait analogue dans l'embryon de *Sepia off.* J'ai également rencontré des globules semblables chez *Mytilus edulis*, *Tellina baltica*, *Cyclas palustris* et dans le mucus palléal de *Patella vulgaris*.

Ce qu'il faut surtout retenir de ces diverses observations, c'est que les formations calcaires du test paraissent débuter par le dépôt, à la surface du périostracum, de petites masses de matière albuminoïde sécrétées par l'épithélium. Il est permis de supposer que ces masses servent de centre d'attraction aux éléments du mucus et déterminent la cristallisation du calcaire et la séparation de la matière organique.

D'autre part, comme je l'ai observé dans la production des calcosphérites artificiels, et comme on le verra à propos des formations naturelles, les processus de pareilles formations peuvent être très variables, suivant les conditions d'état physique ou de composition chimique des liquides sécrétés.

Les différentes structures des coquilles pourraient trouver leur explication dans ces phénomènes.

Quelle que soit l'origine première des « *calcosphérites* » dont l'ensemble constitue les prismes; il n'est pas douteux qu'ils n'augmentent de volume, depuis la tranche de la valve jusqu'au point où ils constituent, par leur réunion, un champ polygonal, et peut-être ensuite encore, mais alors seulement, par leur face libre, c'est-à-dire par la face interne de la coquille. Cet accroissement se fait probablement pas osmose, aux dépens du mucus sécrété par l'épithélium.

On ne saurait donc voir dans cet accroissement *tout mécanique*, rien qui puisse être assimilé à un phénomène vital. Il se fait indépendamment des tissus organisés — les cloisons de conchyoline des prismes n'ont rien qui ressemble de près ou de loin au tissu conjonctif comme le veut N. von Kœnigsborn. — Peut-être est-ce l'accroissement des cristaux par osmose qu'on a voulu désigner sous le nom d' « intussusception ». Il n'y aurait alors là qu'une querelle de mots — j'allais dire d'Allemand — si, ce qui est plus grave, on ne persistait dans cette étrange idée d'accorder à la coquille, indépendamment des tissus de l'animal, une vitalité « *Belebthteit* ». Ce que le professeur Thoulet a pu désigner non sans originalité sous le nom de *biologie minérale* [1] n'a rien de commun avec les phénomènes biologiques tels que nous les concevons actuellement, et je ne puis, après ce qui vient d'être dit, considérer la coquille comme autre chose qu'une matière inerte, produit de la sécrétion des tissus de l'animal.

VII

Recherches expérimentales sur la réfection du test.

On sait que l'épaisseur des coquilles est très variable suivant les milieux habités par les Mollusques. Fort mince chez les animaux qui vivent sur les terrains granitiques, le test est au contraire considérablement épaissi chez ceux qui habitent un sol calcaire. Le fait a été depuis longtemps constaté dans le genre Hélix, par exemple. Quant aux espèces fluviatiles, on a également remarqué que la plus ou moins grande abondance de sels calcaires en dissolution dans

1. J. Thoulet, *la Vie des minéraux*, — *la Biologie minérale* (*Revue scientif.*, 1885, 1er sem., p. 116, et 1886, 1er sem., p. 136).

l'eau influe sur l'épaisseur de leur coquille. « Dans les contrées calcaires », dit Woodvard, « les eaux contiennent assez de calcaire pour le déposer, sous la forme de tuf, sur les *Najades* et les autres coquilles, mais, lorsque le calcaire manque pour neutraliser l'acide carbonique, l'eau agit sur les coquilles, et les dissoudrait entièrement, si elles n'étaient protégées par leur épiderme. » En 1852, P. Fischer (17) constata que les coquilles manquent de calcaire dans les ruisseaux siliceux et ferrugineux; aussi leur test y est-il très fragile et très mince. Il montra par ses expériences sur des *Limnées* privées de nourriture que le sommet des coquilles de ces animaux ne tarde pas à se creuser d'érosions profondes. Il remarqua, en outre, qu'un certain nombre des animaux soumis à l'expérience avaient fortement épaissi, par la formation de couches superposées, la partie du test tronquée par l'érosion. « Il est clair, dit-il, que le Mollusque employait à cet épaississement le peu de calcaire qui existait dans l'eau ou celui qu'il prenait sur ses voisins. » Fischer conclut de ces expériences que les Mollusques dont la nourriture n'est pas suffisante et qui manquent par conséquent de calcaire en prennent partout où ils le trouvent.

Mais la nourriture proprement dite est-elle la seule source de calcaire? Si la réponse peut sembler affirmative pour les Gastéropodes terrestres, il se pourrait qu'il n'en fût pas de même pour les espèces fluviatiles tant Gastéropodes que Pélécypodes. Les récentes expériences de MM. Pouchet et Chabry (76) sur les larves (Pluteus) d'*Oursins* ont démontré que la composition chimique du milieu peut exercer sur la constitution anatomique des animaux marins une grande influence. On sait que ces auteurs, en élevant dans l'eau de mer privée plus ou moins complètement de ses sels de calcium par l'oxalate d'ammoniaque ou l'acide oxalique, des larves d'*Oursins*, sont arrivés, à cet égard, à des conclusions tout à fait positives. Ils ont reconnu que, dans ce cas, le développement des spicules calcaires qui ne sauraient trouver les éléments de leur accroissement dans le vitellus n'a pas lieu, bien que les larves soient toujours très actives. En résumé l'eau de mer privée des 9/10 de sa chaux, est impuissante à fournir aux jeunes larves un squelette, même rudimentaire.

Il était donc tout naturel que je fusse amené à appliquer cette méthode de recherches aux Mollusques. Je n'ai malheureusement pu étendre aussi loin que je l'aurais voulu, mes investigations.

Je me proposais, en effet, de rechercher quels pourraient être les

résultats produits par les changements de nature du milieu non seulement sur les adultes mais aussi sur les embryons. Les tentatives, plusieurs fois renouvelées, que je fis pour élever les embryons de *Mytilus edulis* provenant de pontes effectuées dans mon laboratoire même, vers la fin de mars, ont toujours échoué. Aussi bien dans l'eau de mer naturelle que dans l'eau de mer artificielle dans laquelle j'avais complètement remplacé les sels de chaux par ceux de soude et de magnésie, les embryons ne dépassaient pas le stade véligère, quelles que fussent les précautions prises pour arriver à mes fins. Devant ces échecs successifs, je dus renoncer aux animaux marins, et restreindre aux points suivants le programme, un peu trop vaste, peut-être, que je m'étais d'abord tracé :

Vérifier si l'érosion du test signalée par Fischer se produit également dans une eau dépourvue de sels de chaux;

Rechercher les modifications que pourrait amener sur le test des Pélécypodes fluviatiles le séjour dans ce même milieu, ainsi que les conséquences déterminées chez les Gastéropodes pulmonés terrestres par l'absorption d'une nourriture totalement exempte de calcaire.

Comme l'accroissement des Pélécypodes est extrêmement lent, j'imaginai, à l'exemple de Linné, de briser, à des endroits déterminés, la coquille des animaux mis en expérience, de façon à n'avoir aucun doute sur les réfections qui pourraient s'opérer.

Les essais que je fis pour débarrasser l'eau de rivière de ses sels de chaux, par le procédé classique de précipitation à l'oxalate d'ammoniaque, ne m'ayant pas donné satisfaction, en ce sens qu'il est toujours impossible de précipiter complètement tout le calcium, je me décidai à préparer de toutes pièces un liquide tout à fait dépourvu de cet élément, ce qui devenait très facile, tout en lui donnant une composition minérale telle, qu'il se rapprochât sensiblement, la chaux en moins, du milieu habituel des animaux soumis à l'expérience. Dans ce but, les *Anodontes* sur lesquelles j'opérais provenant d'étangs ou de ruisseaux affluents de la petite rivière du Scardon, je me reportai à l'analyse de ce cours d'eau faite en 1859 par le Dr Hecquet, d'Abbeville, et préparai le liquide suivant :

Carbonate de magnésie	0 gramme 55
Chlorure de magnésium	0 — 77
Chlorure de sodium	0 — 88
Sulfate de soude	0 — 72
Silicate de potasse	traces
Eau distillée	1 litre

Dix centimètres cubes de ce liquide (dans lequel j'avais fait barboter de l'acide carbonique lavé, jusqu'à dissolution complète du carbonate de magnésie) ajoutés à 990 centimètre cubes d'eau distillée me fournissaient une eau dont la composition correspondait, à peu de chose près, à celle de l'eau du Scardon, moins le calcaire. J'ai pu conserver pendant plus d'une année des animaux parfaitement vivants dans le liquide ainsi constitué, en ayant soin de le renouveler assez fréquemment.

Comme nourriture, je plaçai au début, dans les vases, des diatomées recueillies aux mêmes endroits, et lavées avec soin dans l'eau distillée. Mes expériences ayant eu lieu pendant la saison froide je ne pus renouveler cet apport, mais les diatomées qui avaient recouvert les parois des vases et même les coquilles, se sont multipliées et ont très bien vécu pendant toute la durée de l'expérience. Je me hâte de dire que des expériences comparatives furent entreprises en même temps sur deux lots d'animaux à peu près de même taille, placés les uns dans un petit bassin en communication avec la rivière, les autres dans des vases conservés dans mon laboratoire, et dont j'avais soin de renouveler au moins tous les deux jours l'eau puisée dans le même cours d'eau.

J'ai laissé pendant plusieurs mois les animaux dans ces différents milieux. Mais, avant de rendre compte des résultats dont j'ai déjà retracé les plus importants dans une note communiquée à l'Académie des sciences (80), je dois dire quelques mots de la façon dont je disposai les animaux pour cette expérience.

Mes recherches devant porter à la fois sur la couche de nacre et sur la couche de prismes ainsi que le périostracum, j'opérai des sections de la coquille tantôt sur la surface des valves, tantôt sur leur marge. Dans le premier cas, je pratiquai avec le plus grand soin possible, à l'aide d'une scie très fine, une ouverture rectangulaire ou triangulaire sur l'une des valves, à quelque distance du ligament, en regard de la branchie. Les secousses données par la manœuvre de l'instrument déterminaient l'animal à éloigner son manteau de la coquille, de sorte qu'il m'était facile de détacher d'un seul coup le morceau séparé par la scie, en le soulevant avec une pointe de scalpel, sans causer au manteau la moindre érosion. J'avais toujours soin, du reste, de ne choisir parmi les animaux ainsi opérés que ceux dont le manteau me paraissait indemne de toute lésion. Cette opération faite, je bouchais l'ouverture à l'aide

d'un petit morceau de liège dont la face inférieure venait affleurer autant que possible la surface interne de la nacre. J'empêchais ainsi le manteau de faire hernie à l'extérieur et d'être déchiré par les bords tranchants de la brèche faite au test. Afin d'éviter, autant que possible, l'introduction de l'eau ou des corps étrangers entre la coquille et le manteau, je recouvrais le liège et la coquille d'une feuille de papier et de collodion et je consolidais le tout par plusieurs couches de celloïdine épaisse. Dans d'autres cas, j'eus recours à la cire à modeler qui me fournit également un mode d'occlusion excellent. Pour les fractures de la marge de la coquille, j'opérais d'une façon analogue. Après avoir coupé le périostracum avec un scalpel promené sur la tranche de la coquille, j'introduisais avec précaution, entre les deux valves, l'extrémité d'une forte pince, et je brisais, sur une longueur variable, la marge de l'une d'elles. Je ne courais pas grand risque de léser le bourrelet du manteau qui, aussitôt après la section du périostracum, s'était rétracté, mais j'évitais autant que possible de blesser les muscles palléaux. Pour cette raison, la région dénudée n'atteignait jamais la ligne palléale. Ici encore, il me fallait soustraire le bord du manteau à l'action du milieu extérieur, et aussi lui fournir un appui. Pour cela, je glissais avec précaution, sous les bords de la région fracturée, un petit lambeau de mince peau de chevreau, et je lutais le tout à la celloïdine. Je dois dire que cette précaution n'était pas indispensable, puisque j'ai obtenu, sur plusieurs exemplaires dépourvus de tout appareil protecteur, une complète réfection de la partie réséquée, et que j'ai rencontré, à différentes reprises, des animaux enlevés à leur habitat, dont la coquille portait des traces non équivoques de réparations analogues.

Chacun des exemplaires ainsi préparé fut plongé dans le milieu qui lui était destiné, après avoir été muni d'un numéro d'ordre.

Je vais relater ci-dessous les principaux résultats de ces expériences, il me suffira pour cela de me reporter presque textuellement à mes notes de laboratoire.

Érosion du test des Gastéropodes pulmonés aquatiques. — Cette expérience a porté sur *Limnœa auricularia*, Lin. Deux lots de ces animaux furent placés le 18 février dans l'eau dépourvue de chaux, les uns avec une abondante provision de Lemna, les autres sans aucune nourriture. Au bout de quelques jours, le liquide jaunit et je trouve plusieurs *Limnées* mortes. Un certain nombre survécut cependant;

quelques-unes même effectuèrent des pontes qui ne parvinrent pas à éclore, bien que j'eusse pris soin de les recueillir dans des vases séparés. Je ne puis rien dire de ce qui serait arrivé si ces œufs, qui avaient commencé à se développer, étaient arrivés à complète maturité. Je présume cependant, qu'ici, comme dans les expériences de MM. Pouchet et Chabry, l'absence complète de chaux a pu être la cause de cet arrêt de développement. Quant aux animaux, j'ai pu les conserver deux mois encore dans un état de santé peu satisfaisant. Vers la fin de l'expérience, je trouvais chaque jour des morts et « le combat cessa faute de combattants ». Lorsque je comparai les exemplaires nourris et ceux qui avaient été contraints de jeûner, je constatai que le test de quelques-uns de ces derniers était couvert, à sa partie supérieure, d'érosions identiques à celles qu'a décrites Fischer. Le même phénomène s'était produit, dans des proportions moindres, chez les animaux nourris. C'est donc à l'action de l'acide carbonique qu'il faut attribuer les érosions du test; quant à l'absence de chaux, elle n'a pu que favoriser le phénomène. Dans les deux cas l'accroissement des animaux a été nul.

Les expériences comparatives sur les *Anodontes* vont nous fournir des résultats beaucoup plus probants sur l'influence du milieu.

Réfection de la nacre. — Avant d'examiner les résultats définitifs des expériences sur la réfection de la nacre, il est bon de relater les phénomènes immédiatement consécutifs à l'ablation du test : aussitôt après l'ablation d'une partie de la valve, le manteau mis à nu est entièrement diaphane et laisse voir au-dessous de lui tous les détails de la branchie qu'il recouvre. Au bout de quelques heures, il prend une opacité croissante. Après vingt-quatre heures, la surface palléale est recouverte, au même endroit, de petites taches saillantes, irrégulières et blanchâtres, dont l'épaisseur augmente de plus en plus. Lorsque l'animal, en gonflant son manteau, le fait saillir au dehors, cette matière se répand en flocons blanchâtres dans le liquide. La production de ces taches est fort variable, tantôt la surface entière de la partie dénudée en est recouverte d'une façon continue, tantôt certains points seulement sont le siège de ces productions. La nature du milieu n'a aucune influence sur ce phénomène qui est purement pathologique, mais dont l'intérêt n'est pas moins grand. Recueillis avec la pointe d'un scalpel et examinés au microscope, les flocons ainsi détachés par les mouvements de l'animal sont constitués par une grande quantité de cellules sphériques ou elliptiques pourvues d'un noyau granuleux accolé contre la paroi. La fixation par l'acide osmique et la coloration consécutive par le vert de méthyle font apparaître dans le corps de la cellule des traînées plasmiques granuleuses qui rayonnent à partir du noyau, en formant des grands cercles de la sphère dont le noyau occuperait un des pôles. On reconnaît déjà l'une des

formes de cellules que j'ai signalées dans le mucus palléal. En raclant légèrement avec un scalpel la surface du manteau sous la région considérée, on en détache facilement des plaquettes de cette matière opaque et blanchâtre. Celles-ci sont constituées par un amas de cellules semblables non adhérentes entre elles, réunies par un mucus incolore et se séparant sous l'influence de légères trépidations imprimées au couvre-objet. Ces cellules, comme on peut s'en convaincre en les examinant vivantes, sont suceptibles de mouvements amiboïbes et se hérissent de prolongements aigus qui les rendent semblables aux globules sanguins de l'animal, dont elles diffèrent cependant par leur taille plus considérable. J'ai déjà dit quelques mots de ces éléments. J'ajouterai que j'ai, sur des coupes du manteau, constaté leur présence à l'intérieur même de la lame du tissu conjonctif de cet organe, dont les surfaces épithéliales étaient complètement intactes ; ce sont donc des productions normales de l'organisme. Ces cellules présentent tous les caractères des leucocytes amiboïbes et phagocytaires dont M. Metchnikoff (84) a mis tout récemment en lumière la présence et les fonctions chez les invertébrés. Lorsque, pour la première fois, je constatai la migration de ces organites en aussi grande abondance à la surface du manteau, je demeurai d'abord fort indécis sur leur nature. Bien que j'eusse constaté, je le repète, leur identité avec les cellules dont j'avais reconnu la présence *in sitû* dans le tissu conjonctif lâche du manteau, j'hésitais encore à les identifier complètement avec ces dernières. Une récente expérience est venue lever tous mes doutes. J'ai pu constater, en saupoudrant le manteau, aussitôt après l'ablation du fragment de test, avec du carmin ou du tournesol finement pulvérisés, que ces leucocytes englobent rapidement les granulations de ces matières colorantes avec lesquels ils se trouvent en contact. Au bout de vingt-quatre heures, on peut, sur un animal aussi préparé, enlever des paquets de leucocytes dont un grand nombre sont bourrés de grains de carmin ou de tournesol. Il me paraît donc impossible de conserver le moindre doute sur le rôle de ces organites qui viennent en masse concourir à la protection d'un point menacé. Maintenant, leur présence qui, je l'ai dit, n'est pas toujours abondante, est-elle uniquement due à l'ablation du test, ou bien résulte-t-elle de lésions imperceptibles faites, pendant l'opération, à l'épithélium palléal ? en un mot, leur sortie a-t-elle lieu à travers la membrane épithéliale ou bien par diapédèse ? Il est difficile d'être fixée à cet égard. Cependant, sur des coupes de cette région du manteau, je n'ai jamais rencontré ces éléments au-dessus de l'épithélium intact mais seulement aux points où celui-ci avait disparu. Rien ne s'opposerait toutefois à ce que le simple contact du liquide déterminât la diapédèse, d'autant que j'ai toujours vu, même lorsque je n'ai rencontré que très peu de taches blanches à la surface du manteau, l'opacité de cet organe se manifester peu de temps après l'ablation du test. Ceci parait impliquer que la concentration des leucocytes se fait dans l'épaisseur même du manteau, dès que celui-ci est mis à nu, au-dessous du point à protéger. Il n'y aurait à cela, du reste, rien d'étonnant, puisque, comme l'a constaté Kovalewski, il existe chez les *Ascidies* une diapédèse normale et indépendante de toute inflammation à travers les parois épidermiques, et que l'on retrouve sous la tunique cellulosique de ces ani-

maux, des cellules qui ne sont autre chose que des leucocytes immigrés [1]. D'ailleurs, qu'il y ait ou non, dans le cas qui nous occupe, blessure du manteau, le rôle protecteur de ces éléments migrateurs paraît de toute évidence. Dans le premier cas, ils seraient chargés de cicatriser au plus vite la blessure et de défendre l'animal contre l'invasion des organismes étrangers qui pourraient pénétrer par la porte que leur ouvre l'érosion de l'épithélium. Dans le second, ils formeraient au-dessus de ce dernier une couche protectrice à l'abri de laquelle les cellules épithéliales auraient le loisir de reconstituer les membranes destinées à fermer l'ouverture du test. L'action de ces leucocytes sur les bactéries serait tout particulièrement intéressante à étudier et confirmerait probablement les données fournies par M. Metchnikoff, mais je dois laisser de côté des recherches qui sortiraient complètement du plan de ce travail. Les phénomènes consécutifs de l'ablation du test ne s'arrêtent point à cette véritable *mobilisation* des cellules phagocytaires; l'épithélium lui-même ne tarde pas à devenir le siège de modifications du plus haut intérêt, comme on peut le voir par cet extrait de mon cahier de notes :

Le 1er décembre, une ouverture rectangulaire est pratiquée dans la valve d'une *anodonte* de 103 millimètres de longueur. L'animal est placé dans l'eau de rivière. Le manteau maintenu abaissé par l'animal pendant l'ablation du test, semble parfaitement intact et d'une absolue transparence. Aussitôt après l'enlèvement de la coquille, la surface brillante et unie du manteau raclée légèrement avec une lame de scalpel ne lui cède aucun élément figuré. Une heure après l'opération, le manteau est déjà laiteux, et sa surface, lorsque l'animal en a déterminé, par ses contractions, la saillie au dehors présente des reflets nacrés. Bien qu'à demi transparente encore, elle paraît, à la loupe, parsemée de petites taches blanchâtres très rapprochées. Le 13 décembre, je dénude, à l'aide de pinces, la totalité du flanc de l'animal. La surface découverte depuis treize jours forme, sur le fond du manteau, une tache rectangulaire limitée par quatre bourrelets opaques qui font saillie sur le fond grisâtre et transparent du reste de l'organe. A gauche, sur cette tache, on voit une ouverture circulaire (fig. 15, Pl. XIX, *o*) produite par une déchirure provoquée sans doute par les mouvements de l'animal. Le reste de l'espace compris entre les bourrelets, est parsemé de taches blanchâtres irrégulières (fig. 15, *a*, *a*). Cette région du manteau, détachée à quelques millimètres de son pourtour, est étendue au moyen d'épingles sur une plaque de liège, fixée par les vapeurs osmiques, et, après coloration au picro-carmin de Ranvier, débitée en coupes minces.

Sur ces coupes, dans les régions correspondantes aux taches et aux bourrelets, on constate une très sensible augmentation des dimensions de l'épithélium nacrigène. En certains points, les éléments épithéliaux semblent subir une prolifération : à ces endroits (fig. 34, Pl. XX) la membrane épithéliale perd sa régularité, on y voit des cellules polyédriques dont quelques-unes possèdent deux noyaux, ailleurs ces cellules forment des amas beaucoup plus considérables encore. Bien que le vert de méthyle n'ait point spécialement

1. Metchnikoff, *loc. cit.* — Kovalewski, *Mém. de la Soc. des nat. de Saint-Pétersbourg*,

coloré ces éléments, ils ne paraissent pas devoir être rattachés à l'épithélium : ce sont les phagocytes dont il vient d'être question, agglomérés et plus ou moins déformés par leur mutuelle compression. Sur d'autres points où ces amas de cellules n'existent pas, les cellules épithéliales sont, au contraire, considérablement allongées et prennent la disposition en éventail fréquente chez les cellules épithéliales glandulaires. Leur contenu est granuleux surtout dans sa partie distale, au-dessus de laquelle on aperçoit distinctement une membrane très fine (fig. 18, Pl. XIX). Dans certaines régions de la même série de coupes cette disposition est extrêmement nette (fig. 69, Pl. XXII); la surface libre de l'épithélium est surmontée sur tout son parcours d'une membrane repliée plusieurs fois sur elle-même par suite des plissements du tissu sous-jacent, exactement de la même façon que la jeune membrane du périostracum. Cette membrane est quelque peu écartée de la surface de l'épithélium nacrigène dont la membrane cuticulaire est également fort visible.

Nous acquérons ici une nouvelle preuve de la production de membranes organiques par l'épithélium nacrigène ; nous voyons avec quelle rapidité cette sécrétion se produit, enfin nous constatons une augmentation considérable dans les dimensions de l'épithélium chargé de cette sécrétion abondante et rapide, ainsi qu'on peut le voir par la comparaison des figures 18 et 69 avec la fig. 36, Pl. XX. Nous retrouverons le même phénomène, beaucoup plus sensible encore, chez d'autres espèces placées dans des conditions analogues.

Il nous reste à voir, maintenant, quels sont les résulats obtenus, après un temps plus considérable, sur les exemplaires abandonnés à eux-mêmes en rivière ou dans les aquariums, et sur ceux qui ont été maintenus dans l'eau privée de calcaire. Ici encore j'aurai recours à la reproduction presque textuelle de mes notes.

A. — Animaux conservés dans l'eau de rivière.

1° *Anodonte* de 106 millimètres. Ouverture rectangulaire de la valve droite. Liège et celloïdine. Mise en expérience le 2 janvier, fin de l'expérience le 12 mai. Séjour dans la rivière cinq mois dix jours.

La celloïdine a presque entièrement disparu, le liège a pris la teinte noire de la vase dans laquelle les animaux étaient enfoncés. Au-dessous du liège on rencontre une membrane brune de nature organique, dont la face interne est couverte de cristallisations. La forme de ces dernières est très variable, on y trouve des rhomboèdres réguliers, des cristaux radiés et des plages cristallines continues (fig. 19 et 61), la surface interne du liège est également parsemée de cristaux qui grincent sous l'aiguille. La surface externe de la membrane est couverte de cristaux rhomboédriques. Quant aux plages cristallines de la face interne, elles prennent, après dessiccation, un aspect nacré. Du côté du ligament, la membrane adhère encore à la coquille, elle est superposée à la nacre sur laquelle sa limite est marquée par une zone brunâtre. La reformation s'effectue donc à une certaine distance au delà des bords de la fracture. Examinés à la lumière polarisée, les cristaux prismatiques demeurent brillants après l'extinction et une rotation de 120°, les plages cristallines paraissent irisées. Les cristaux rhomboédriques sont

moins nombreux à la face interne de la membrane demeurée incolore dans toute la région protégée par le liège. On y rencontre un grand nombre de cristallisations lenticulaires pourvues d'un point central très brillant et possédant une structure radiée. Leur diamètre est d'environ 7 à 8 μ et leur forme lenticulaire très appréciable sur celles qui se présentent de profil (fig. 20, Pl. XIX). La face externe est surtout parsemée de cristaux rhomboédriques (fig. 19, Pl. XIX); enfin sur une partie de la membrane située au-dessous du liège, les cristaux manquent et sont remplacés par un amas de cellules globulaires qui présentent tous les caractères des phagocytes déjà décrits.

Les cristallisations lenticulaires vues à la lumière polarisée demeurent brillantes après extinction (rotation de 60°), mais seulement quand elles se présentent de profil; celles qui se présentent de face restent obscures. D'autres cristallisations radiées, plus volumineuses (fig. 19, Pl. XIX), restent brillantes, comme les rhomboèdres, après le croisement des nicols qui y détermine l'apparition d'une croix noire un peu confuse, indice de la présence de couches concentriques de densités différentes. L'examen, sous un fort grossissement, montre en effet que ces formations sont de véritables sphéro-cristaux dont les éléments rayonnent dans tous les sens autour du centre, tandis que les premiers ne sont que des disques dans lesquels les axes cristallins n'occupent qu'un seul plan. L'acide acétique étendu attaque avec effervescence les gros cristaux de la face externe de la membrane. Quant aux cristaux rhomboédriques, ils se dissolvent sans effervescence en laissant une membrane organique qui prend la forme d'un rhombe curviligne. Il en est de même des sphéro-cristaux qui abandonnent une membrane organique globulaire. Quant aux cristaux lenticulaires, ils disparaissent complètement; la membrane paraît à leur place recouverte de très fines granulations.

2° *Anodonte* de 116 millimètres. Ouverture triangulaire de la valve droite. Liège, celloïdine. Mise en expérience le 28 décembre, fin de l'expérience le 12 mai. Séjour dans la rivière quatre mois quatorze jours.

Le liège est recouvert par une fine membrane organique prenant naissance sur la couche de nacre, à une assez grande distance des bords de la brèche; elle est recouverte par des diatomées et ne présente pas de cristallisations; très mince sur les bords, plus épaisse au milieu, elle est complètement transparente. Sur les bords de la membrane existe un léger dépôt calcaire sous forme de plages cristallines et de quelques cristaux en sablier. La membrane est imprégnée de calcaire, car elle fait effervescence à l'acide acétique.

3° *Anodonte* de 129 millimètres. Ouverture rectangulaire de 16 millimètres sur 11. Liège, celloïdine. Mise en expérience le 28 décembre, fin de l'expérience le 17 mai. Séjour dans la rivière quatre mois dix-neuf jours.

La plaque de liège est recouverte par une pellicule noirâtre qui s'étend assez loin sur la nacre et s'y relie par des lignes sinueuses tachées de jaune. Le centre et les côtés de la membrane sont nacrés. Tout s'est passé comme dans la première expérience, avec cette différence que le dépôt est plus abondant et la réfection de la nacre plus avancée. La membrane est, dans sa région de droite constituée par deux couches superposées, l'une noire et épaisse, l'autre mince et transparente. La surface interne de la membrane

noire qui est la plus rapprochée de la coquille porte, sur plusieurs de ses points, de petites cristallisations lamelleuses, d'un blanc grisâtre, à peine adhérentes. Examinée au microscope, elle apparaît complètement calcifiée, couverte par une couche calcaire continue qui se brise en lignes régulières. Cette structure n'est bien visible que sur les bords de la membrane qui est très opaque. On y rencontre les formes cristallines déjà signalées, seuls les rhomboèdres manquent. Les cristaux, parmi lesquels se trouvent des formes en sablier, sont tous situés entre les deux couches de la membrane; du côté gauche la couche en contact avec la coquille est complètement calcifiée, les cristaux y sont très abondants, la mince membrane anhiste se dédouble par dessiccation en plusieurs feuillets très minces. Elle est parsemée de houppes critallines et de formations lenticulaires.

4° *Anodonte* de 116 millimètres. Ouverture rectangulaire fermée par une fenêtre de verre lutée avec de la cire à modeler. Un petit cube de liège collé à la plaque de verre empêchant l'adhérence de la plaque avec le manteau. Mise en expérience en aquarium, dans l'eau de rivière, le 10 juillet; fin de l'expérience le 24 février. Séjour dans le milieu sept mois quatorze jours.

Au début de l'expérience, le manteau visible à travers la plaque de verre était légèrement opaque; au bout de peu de temps la plaque s'est obscurcie et l'observation est devenue impossible. A l'ouverture, l'aspect de la région palléale en regard de la blessure est à peine modifié. Un seul point situé dans l'un des angles est un peu plus opaque et blanchâtre. Une membrane transparente, concave, bouche complètement l'ouverture faite à la coquille; elle adhère en son milieu au petit cube de liège. La surface de celui-ci est couverte de calcaire. La membrane (fig. 16, *mn*, Pl. XIX) est transparente et présente seulement dans l'un de ses angles, un dépôt granuleux calcaire, *gr*. Elle paraît sous le microscope couverte en différents endroits de plaques calcaires. Après l'action des acides, on trouve la trace de ces cristallisations à sa surface, sous la forme de minces membranes circulaires.

B. — Animaux conservés dans l'eau privée de chaux.

1° *Anodonte* de 68 millimètres. Ouverture rectangulaire de la valve gauche. Liège, celloïdine. Mise en expérience le 2 janvier, fin de l'expérience le 14 mai. Séjour dans le milieu, quatre mois douze jours.

La coquille qui mesurait 68 millimètres ne s'est pas accrue. La plaque de liège est recouverte par une membrane complètement transparente, qui se relie à la nacre de la coquille à un millimètre environ des bords de la brèche. Les traits de scie ayant, dans la partie inférieure, dépassé quelque peu les bords, la membrane s'est reformée un peu plus bas, de ce côté, afin de fermer ces ouvertures (fig. 11, Pl. XIX). Tout à fait transparente, cette membrane paraît, au microscope, complètement dépourvue de cristallisations. L'acide acétique n'y détermine aucune effervescence. Il n'y a donc aucune formation calcaire. Cette membrane est suffisamment adhérente à la plaque de liège, pour qu'en soulevant celle-ci avec précaution, on puisse placer le tout dans l'alcool à 70°, puis dans l'hématoxyline et après inclusion dans la celloïdine pratiquer des coupes dans l'ensemble.

Sur les coupes on aperçoit, parallèlement aux cellules du liège, la membrane colorée en violet. La coloration est plus foncée dans la région tournée vers le manteau. Nous retrouvons ici la confirmation d'un fait déjà observé à propos du périostracum : les parties de formation récente se colorent plus fortement. En certains endroits, elle paraît formée de plusieurs couches qui se traduisent sur la coupe par une série de lignes sinueuses parallèles entre elles, et à sa face interne se trouvent des granulations amorphes qui se colorent très vivement par l'hématoxyline.

Enfin, de place en place, la présence de diatomées et de corpuscules siliceux englobés entre deux couches successives montre bien que cette membrane est formée par l'apposition de feuillets superposés.

2° *Anodonte* de 80 millimètres. Ouverture de la valve gauche. Liège, celloïdine. Mise en expérience le 2 janvier, fin de l'expérience le 14 juin. Séjour dans le liquide, cinq mois quatorze jours.

On retrouve une formation membraneuse semblable recouvrant la plaque de liège; cette membrane est également mince, molle, et dépourvue de toute trace de cristallisation. Je crois inutile de multiplier davantage ces exemples qui prouvent que la présence des sels calcaires dans le liquide est indispensable à la formation des couches de nacre et achèvent de démontrer que ce n'est pas à tort que j'ai donné, à l'épithélium des flancs, le nom de nacrigène, puisque c'est lui qui est chargé de sécréter les membranes organiques qui constituent la trame de la nacre.

Quant à la présence de cristaux calcaires sur les membranes organiques sécrétées par les animaux maintenus dans l'eau de rivière, elle constitue, comme on l'a déjà vu, et comme on le verra tout à l'heure encore, un phénomène général à tous les cas où l'animal doit réparer au plus tôt une perte de substance de la coquille. La sécrétion du calcaire se fait évidemment, en pareil cas, avec une plus grande abondance, et il est probable que la marche normale de la calcification des couches de nacre, en même temps qu'elle est plus régulière, doit être beaucoup plus lente.

Passons maintenant à l'exposé des résultats des expériences entreprises sur la réfection de la couche de prismes à la marge de la coquille.

Je puis dire, d'une façon générale, que j'ai toujours constaté, chez les animaux dont la coquille avait été mutilée dans sa région marginale, la réfection d'une nouvelle couche de périostracum pourvue de ses replis caractéristiques et se rattachant toujours un peu en arrière du bord brisé et au-dessous de celui-ci. Chez les animaux maintenus dans leur milieu normal, le nouveau périostracum présente tous ses caractères habituels. Dès son origine, il est recouvert sur sa face interne, dans la région située en regard de la face interne du feuillet conchylien, de cristaux de formes diverses, et, après son inflexion sur ce feuillet, on voit apparaître le début de la nouvelle couche calcaire de prismes.

Chez les animaux maintenus dans l'eau dépourvue de toute trace de sels calcaires, la reproduction du périostracum et sa jonction avec la vieille coquille ont lieu de la même manière. On rencontre bien, çà et là, à la surface interne de la nouvelle membrane quelques cristaux, mais ils sont beau-

coup plus rares et plus clairsemés. *Quant aux prismes, il ne s'en produit plus, et la réfection du test se borne toujours, dans ce cas, à la production d'une couche organique molle et non calcifiée de périostracum.*

Voici du reste, pour plus de détails, les résultats précis de quelques-unes de ces expériences :

A. — Animaux maintenus dans leur milieu et leur habitat normaux.

Anodonte de 71 millimètres. Section de la marge de la valve gauche. La blessure n'a pas été recouverte. Mise en expérience le 2 janvier, fin de l'expérience le 4 août; séjour dans le milieu, sept mois deux jours.

La partie dénudée de la marge du manteau est recouverte par une membrane de périostracum présentant l'aspect normal, et s'insérant sous la coquille, un peu au delà du bord de la fracture. La tranche de celle-ci demeure parfaitement nette. Bien que la valve droite n'ait subi aucune lésion, un dépôt de périostracum s'est formé sur sa face interne, symétriquement à celui de la valve gauche. J'explique ce fait par la nécessité où s'est trouvé l'animal de rétracter légèrement en arrière, et de maintenir dans cette position la marge du manteau pour déposer à l'intérieur de la valve la nouvelle membrane du périostracum. Ce retrait a été symétrique, de telle sorte qu'il s'est formé, sur chaque valve, une membrane nouvelle. Que ce phénomène soit consécutif de la brisure du périostracum sur la tranche de la valve par le passage du scalpel ou bien de la traction en arrière du lobe palléal, il est intéressant, parce qu'il nous fournit une explication de la façon dont se forment les couches de prismes superposées de la marge de la coquille. Par suite de ce mouvement en arrière, en effet, les prismes au lieu de se déposer sur le prolongement de la tranche sont reportés sur la face interne de la valve. Il est facile de concevoir que si le recul du manteau a été suffisant pour que le nouveau dépôt puisse se faire à la surface de la couche de nacre, celle-ci se trouvera englobée entre deux couches de prismes, comme nous avons pu le constater antérieurement.

L'expérience n'a donc fait que provoquer, à un moment donné, une des phases régulières de l'accroissement normal du test.

Examinons maintenant la couche de récente formation. Bien qu'elle soit dure et calcaire, son adhérence avec la vieille coquille est médiocre : il est facile de la détacher avec une lame de scalpel. Elle est constituée par une mince membrane de périostracum sur laquelle on peut suivre la formation des prismes; on y rencontre, du dehors au dedans, les formations suivantes :

Des masses irrégulières à contours définis mais non rigoureusement géométriques, circulaires, elliptiques ou obscurément polygonales, d'abord transparentes, puis granuleuses (*gl*, *cr*). Clairsemées au début de la formation, elles se rapprochent graduellement, jusqu'au contact. Une partie de ces masses est sans action sur la lumière polarisée, l'autre au contraire, après le croisement des nicols, brille d'un vif éclat dans le champ obscur de la préparation. Un peu plus loin, les masses en question se rapprochant prennent une forme nettement polygonale. Plus en arrière enfin, les membranes de séparation (*cl*) de ces polygones se replient vers l'intérieur en convergeant vers le centre, mais sans l'atteindre. Sous un fort grossis-

sement, on voit que ces replis (*r*) séparent des cristaux irradiés autour d'un centre réfringent (*c*), et que l'ensemble, dans lequel on constate la présence de zones concentriques très minces donne, à la lumière polarisée, la croix noire caractéristique autour de laquelle se forment, en outre, des irisations concentriques.

Dans la région la plus jeune du périostracum reformé se rencontrent des cristaux en houppe ou en sablier, dont il a déjà été question.

L'action de l'acide acétique dissout le calcaire et les enveloppes organiques des prismes apparaissent comme des alvéoles limitées par des membranes

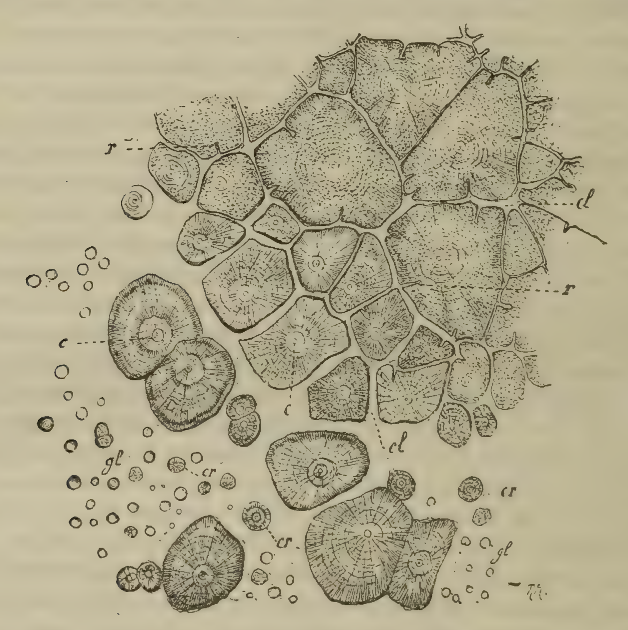


Fig. 7. — Cristallisations calcaires (formation des prismes de l'Anodonte).

rectilignes, et à l'intérieur desquelles persistent des couches concentriques de nature organique irrégulièrement frangées sur le bord interne; si, par un mouvement de la vis micrométrique, on met au point le plan inférieur, on aperçoit les prolongements des cloisons de séparation des prismes marchant vers le centre du polygone, à la façon des cloisons d'un polypier, mais avec moins de régularité. Il ressort de cette disposition que les formations organiques radiales alternent avec la substance calcaire seulement dans la partie supérieure du prisme (la préparation étant examinée la face interne en dessus), ce qui montre que *la séparation du calcaire et de la matière organique est toujours consécutive au dépôt de la masse sécrétée, de laquelle ils procèdent.*

Ces formations sont absolument analogues, à tous les points de vue, aux cristallisations obtenues par Harting dans ses recherches de morphologie synthétiques (40) auxquelles je me vois obligé de renvoyer le lecteur, sous peine de trop allonger ce travail.

Je me bornerai à cette citation de mes notes, car elle suffit pour montrer que l'élongation de la coquille par la formation de nouvelles couches de prismes se fait bien de la façon que j'avais déjà indiquée. Cet exemple nous fait assister au début de la genèse des prismes dont nous venons de suivre toutes les phases du développement, et il n'est plus douteux, après ce qui précède, que la formation de la couche calcaire externe de la coquille ne soit le résultat d'une cristallisation pure et simple.

J'insisterai sur ce fait toujours constaté, que, dans le cas de blessure d'une valve, l'animal reforme toujours, sur la valve opposée, une nouvelle zone de coquille symétrique, ce qui me paraît destiné à assurer la complète symétrie du test.

Sur des coupes après décalcification et inclusions succesives dans la celloïdine et la paraffine, de cette région, on voit par les figures 62, 63, 64, Pl. XXII, que la nouvelle formation s'est faite au-dessous de la coquille, et que la membrane du nouveau périostracum, dont les replis sont très visibles dans sa partie antérieure, se réunit à la nacre, qu'elle recouvre sur une certaine longueur, sans qu'il soit possible de distinguer le point exact de jonction des membranes. Dans la région moyenne de la nouvelle couche de prismes (fig. 64), on voit une membrane organique mince (*ma*), parallèle au nouveau périostracum et située entre lui et la coquille. Quelques cloisons transversales relient cette membrane au périostracum. C'est probablement une premiere ébauche de la réparation du test.

J'ai obtenu, sur une *Anodonte* dont j'avais fracturé les bords des deux valves, sur une longueur de 30 millimètres et une profondeur de 3 à 4 millimètres, la réfection complète de la région marginale de la coquille, périostracum, prismes et nacre, dans les conditions suivantes : l'animal, après un séjour de quatre mois dans la rivière, a été placé dans un cristallisoir rempli d'eau de rivière renouvelée très fréquemment; il y est demeuré immobile et n'a subi aucun frottement de la part de corps étrangers; l'expérience a duré quatorze mois.

La blessure qui n'était protégée par aucun corps étranger s'est rapidement recouverte d'une membrane fine et transparente qui a pris peu à peu les caractères de coloration et de dureté du reste de la coquille. Au bout de quatorze mois, la région reformée présentait la même résistance que la marge des coquilles dans les conditions normales. Une coupe à la meule de cette région a été dessinée à la chambre claire, sous un faible grossissement, figure 65, Pl. XXII. On y reconnaît que le point de départ de la nouvelle formation est, ici encore, situé en arrière du bord fracturé de la valve, et sous la couche de nacre. Il semble qu'il y ait eu, dans ce cas, production simultanée de nacre et de périostracum, car celui-ci ne paraît débuter qu'à une certaine distance du point de jonction de la nouvelle formation avec l'ancienne couche de nacre. La présence, entre celle-ci et la nouvelle couche, de corps étrangers, a déterminé à la surface de cette dernière des dépressions que l'on peut voir en *a*, sur la figure 65. En avant de cette formation, commence, sous la membrane jaunâtre du nouveau périostracum, la nouvelle couche de prismes très réguliers et dont les dimensions atteignent presque, dans la partie moyenne, celles des prismes de l'ancienne coquille.

Les replis du périostracum sont également fort nets. Quant à la nouvelle couche de nacre, on la voit s'avancer sous les prismes, sur presque la moitié environ de leur parcours. La même reformation s'est produite sur la valve opposée, mais elle était moins adhérente et s'est détachée pendant les manipulations.

Je ne crois pas devoir insister sur cette réfection, dont il serait difficile de rencontrer des exemples plus nettement démonstratifs. On trouvera également, dans les résultats de cette expérience, la confirmation de ce que j'ai avancé relativement à la lenteur de l'accroissement chez les *Najades*, puisqu'il ne s'est reformé, en quatorze mois, qu'une largeur de 4 millimètres de test calcaire, soit 0 mil. 282 par mois. Il faut toutefois tenir compte des conditions d'existence de l'animal, un peu différentes des conditions normales (station horizontale et non verticale, nourriture peu abondante).

B. — Animaux maintenus dans l'eau dépourvue de chaux.

De même que dans les expériences précédentes (reformation de la nacre), le séjour prolongé des animaux dépouillés d'une partie de la marge de la coquille dans l'eau privée de chaux n'a amené que la formation de membranes organiques, ainsi qu'on pourra le voir d'après les observations qui suivent :

1° *Anodonte* de 72 millimètres. Ablation d'une partie de la marge de la valve gauche, la blessure est fermée par un lambeau de peau et de la celloïdine; 2 janvier au 6 juin, séjour dans le milieu : 5 mois 4 jours.

Après avoir constaté l'intégrité de l'appareil de protection, on tranche d'un coup de ciseaux la valve et le manteau à un centimètre environ de la blessure; la pièce détachée est fixée à l'acide osmique.

L'animal a reformé, sous la peau qui protégeait le manteau, toutes les parties enlevées, sauf le calcaire. Le périostracum de récente formation est appliqué sur la peau de chevreau, à deux millimètres environ du bord de la coquille. La peau est recouverte d'une membrane jaunâtre et transparente dont la partie médiane est occupée par une tache blanche et opaque. Quant à l'ensemble de la coquille, quoique toujours calcaire, il est devenu flexible, plie sous les doigts et se laisse couper, sans éclater, avec les ciseaux. La membrane qui recouvre la peau, et qui se relie avec la couche de nacre, ne fait aucune effervescence avec les acides. On n'y rencontre pas de traces de cristallisations, et la matière blanche qui forme la tache médiane est constituée par un amas de leucocytes.

Sur les coupes transversales, le périostracum récemment formé est caractérisé par ses nombreux replis. Il est formé, dans la région correspondant au bord de la valve, de couches superposées dont la plus interne se colore en violet par l'hématoxyline. Je n'ai rencontré, en aucun point de ce périostracum, ni cristaux, ni cloisons de matière organique pouvant se rapporter à une formation de prismes. Ceci montre que les prismes ne sauraient être considérés comme un produit de l'*activité interne du périostracum,* mais bien comme le résultat de la sécrétion de l'épithélium adjacent.

L'animal placé dans un milieu dépourvu de sels calcaires ne peut plus sécréter que des membranes de matière organique dont les couches successives se superposent l'une à l'autre.

L'examen de la surface interne de la région du périostracum adhérente au manteau a donné des résultats un peu moins positifs : j'y ai retrouvé, en effet, quelques cristaux prismatiques irréguliers et des réticulations organiques qui pourraient être attribuées à un début de formation de prismes. Mais la quantité des productions calcaires qui peuvent se rencontrer en pareil cas est complètement négligeable. Leur disposition n'a plus rien de régulier. Il semble que leur formation soit comme le dernier effort des tissus calcigènes privés d'aliments, et, si nous rapprochons cette constatation de celle que nous venons de faire de l'amollissement du reste de la coquille, nous sommes en droit de penser, avec Fischer, qu'en pareil cas l'animal pourrait emprunter à son test le calcaire qui lui manque.

Peut-être l'action de l'acide carbonique de l'eau a-t-elle déterminé cet amollissement du test que j'ai toujours constaté en pareil cas. Le peu de calcaire dissous pourrait alors être absorbé par l'animal au profit des formations nouvelles. C'est ce qui s'est probablement passé dans le cas que je vais rapporter.

2° *Anodonte* de taille moyenne. Ablation de la marge de la valve gauche; peau et celloïdine; durée de l'expérience du 2 janvier au 18 novembre : 10 mois 16 jours.

Comme dans les cas précédents, toute l'étendue de la blessure est refermée par une membrane organique molle insérée sous la nacre, en arrière du bord brisé.

Un fragment du test, pris dans la région reformée, est décalcifié dans le liquide de Perényi, inclus dans la celloïdine, puis en paraffine, et débité en coupes de $\frac{1}{130}$ de millimètre d'épaisseur. Coloration sur lamelle à l'hématoxyline-éosine.

La décalcification, en agissant sur la nacre de l'ancienne coquille, a amené l'écartement des couches de conchyoline, au-dessous desquelles on constate (fig. 66, Pl. XXII), à quelque distance en arrière du bord de la fracture, la réfection d'une couche organique. Mais celle-ci sert de substratum à une rangée de prismes très fins où domine la matière organique sous forme de membranes transversales, puis vient une longue membrane de périostracum sans autre production, à laquelle s'accole un mince feuillet de conchyoline. Beaucoup plus loin, à peu de distance du bord de la nouvelle formation, réapparaît une seconde couche de prismes (fig. 66 et 91, Pl. XXIII, *pr*).

Ceux-ci sont excessivement petits comparativement à ceux qui se forment dans les conditions normales.

Voici donc un cas où, malgré son séjour prolongé dans l'eau dépourvue de sels calcaires, l'animal a produit, non pas une coquille dûre, mais des formations auxquelles on ne saurait refuser le caractère des éléments calcaires de la coquille. Ces productions sont beaucoup trop insignifiantes pour qu'il vienne à la pensée d'infirmer les conclusions à tirer de l'expérience, mais il est utile d'en rechercher l'explication. Il y a lieu de remarquer tout d'abord que la durée de l'expérience a été assez longue; 2° que la matière organique paraît dominer dans les prismes formés. D'autre part, la disposition de ces prismes montre qu'ils se sont formés à deux époques différentes séparées par

un assez long intervalle, pendant lequel l'animal n'a produit qu'une membrane dépourvue de toute formation spéciale. Il semble donc, qu'au début de la réfection du test, l'animal a dû employer à la formation de la mince couche de prismes dont nous constatons l'existence sous la valve ancienne, une réserve de matériaux calcaires assez vite épuisée, d'ailleurs, de telle sorte que, ne rencontrant plus de chaux dans le milieu ambiant, il a dû se borner à sécréter le périostracum et la couche de conchyoline consécutive, jusqu'au moment où il est arrivé à emprunter à lui-même, c'est-à-dire à son test, assez de matière calcaire pour reformer la couche de prismes rencontrée près de l'extrémité. Cette formation de prismes, même en aussi minime quantité, n'est pas générale, du reste, dans des conditions de l'expérience, et j'ai obtenu, sur d'autres animaux, la formation de membranes complètement molles de périostracum, sans aucune trace de prismes ni de cristaux.

Je dois signaler encore la présence, sur ces préparations, à l'extrémité de la nouvelle coquille, de cellules elliptiques libres ou accolées à la paroi interne du périostracum. Ces cellules qui se rapprochent beaucoup de celles que j'ai déjà signalées, aux mêmes endroits, sur d'autres préparations, contiennent un protoplasma granuleux coloré en rose pâle par l'éosine et au milieu duquel on rencontre 8 à 10 globules plus petits, bourrés de granulations réfringentes, vivement colorés par l'hématoxyline. Je les ai figurés (fig. 14, Pl. XIX). J'avoue que je ne suis pas fixé sur la nature de ces organites. Il se pourrait qu'ils ne fussent que des leucocytes phagocytaires.

En comparant les résultats de ces expériences sur lesquelles je me suis étendu un peu longuement, mais qu'il importait de relater avec certains détails, on sera frappé de la similitude qu'elles permettent d'établir entre deux formations de la coquille si différentes au premier abord. Le périostracum d'une part, membrane organique mince renforcée par la sécrétion des cellules du lobe palléal, et se recouvrant de prismes calcaires qui font corps avec elle, et d'autre part, la nacre, avec ses feuillets superposés entre lesquels se dépose le carbonate de chaux.

La différence entre ces deux formations ne paraît en effet résider, après ce que nous venons de voir, que dans la présence abondante du calcaire et le mode suivant lequel il se dépose.

Que ce calcaire vienne à manquer, les couches organiques se formeront toujours, différentes encore, il est vrai, mais si voisines, qu'il devient difficile de spécifier où commence l'une et où finit l'autre; c'est du moins l'impression qui se dégage de l'examen des coupes précédentes, dans lesquelles les feuillets de la couche de nacre et l'origine du périostracum sont impossibles à distinguer.

Il est démontré par ce qui précède, que *chez les Najades*, *les*

diverses parties de la coquille proviennent de la sécrétion du manteau; que le premier état du test est toujours une formation de nature purement organique, et que le calcaire destiné à consolider la coquille est emprunté au milieu ambiant.

Il va sans dire que le mode de réfection que nous venons de retracer réduit complètement à néant toutes les hypothèses par lesquelles on a voulu donner à la coquille une vitalité propre.

Je ne crois pas qu'il soit nécessaire d'insister une fois de plus sur la démonstration fournie, par ces expériences, de la superposition des couches de prismes à la marge de la coquille; mais j'ai trouvé l'explication des anomalies que l'on rencontre fréquemment chez les Pélécypodes. Il arrive souvent, en effet, que les coquilles de ces animaux présentent, entre les couches d'accroissement de leur marge, un écartement considérable et que la couche la plus récente forme avec la précédente un angle assez ouvert.

On s'expliquera facilement, après ce que nous venons de voir, que, si une cause quelconque détermine la rupture de la tranche de la valve, ou même seulement du périostracum, la couche de prismes qui sera reformée pourra prendre naissance plus loin en arrière. Il peut alors arriver que cette nouvelle couche soit sollicitée soit par la position du manteau forcément rétracté, soit par la présence de matières étrangères accumulées à son origine, à prendre une direction très oblique et à former avec la valve sur laquelle elle se soude un angle plus ouvert. De là cette apparence d'une *valve double*. Si maintenant le phénomène se reproduit sur les deux valves à la fois, il semble que l'on ait affaire à une coquille double ou mieux à deux coquilles de tailles différentes emboîtées l'une dans l'autre. Ce fait est assez fréquent chez l'*Anodonte*, dont les rats et les loutres sont friands, et qui ont souvent à souffrir de leurs atteintes; il peut même se produire chez des animaux très jeunes : c'est ainsi que j'ai représenté figure 38, Pl. XX, une coupe décalcifiée d'un exemplaire de 15 millimètres, présentant cette disposition au bord d'une des valves. On voit entre les deux couches de prismes une accumulation de matières étrangères.

J'ai également rencontré une disposition du même genre, mais complètement régulière, sur tout le périmètre de la coquille chez un exemplaire de *Mytilus edulis*. Il n'est pas rare de rencontrer chez cette espèce des productions de ce genre, mais elles présentent peu fréquemment une disposition aussi régulière que celle que j'ai repré-

sentée figure 54, Pl. XX. — Bien que je sois parvenu à décalcifier complètement cette belle pièce et à l'inclure dans la celloïdine, j'ai éprouvé lorsque j'ai voulu y pratiquer des coupes une grande déception : c'est qu'en effet, une certaine quantité de sable siliceux s'était introduite entre la coquille et la nouvelle formation. Il en résulta un obstacle au passage du rasoir et des déchirures telles, que je dus renoncer à cet examen. Lorsque le hasard fit, au début de mes recherches, tomber entre mes mains cet exemplaire, je ne dissimulerai pas que je fondais sur son étude de grandes espérances; aussi l'impossibilité d'en obtenir des coupes lisibles ne laissait pas de me causer quelque ennui. Les expériences dont je viens de rendre compte ont heureusement rendu ces recherches inutiles et mes regrets superflus.

J'ai depuis rencontré le même phénomène chez *Cardium edule*, *Dreissensia polymorpha* où l'écartement des couches d'accroissement est du reste normalement considérable. Enfin, j'ai trouvé, dans les collections du musée d'Abbeville, une valve gauche de *Cardium echinatum* où cette disposition est portée à un très haut degré, mais sur un côté seulement de la valve. La marge de la coquille primitive étant absolument intacte, il est présumable qu'il a dû s'introduire entre la valve et le manteau un corps étranger qui a fait varier la direction de ce dernier.

En présence des résultats amenés par la suppression du calcaire dans le milieu ambiant, on peut se demander si, à défaut de sels de calcium, le Mollusque serait susceptible d'extraire de ce milieu, pour en consolider sa coquille, les sels d'autres bases terreuses.

J'ai fait, dans cette voie, quelques tentatives expérimentales qui ont malheureusement avorté. C'est ainsi que j'ai remplacé la chaux par des sels de lithine (carbonate et chlorure), mais les animaux placés dans le liquide ont péri au bout de quelque temps, trop tôt pour qu'il fût possible de constater la moindre trace de réfection du test. La saison trop avancée ne m'a pas permis d'essayer sur des *Helix* l'influence d'une nourriture à base de strontium, comme j'en avais l'intention.

Cependant, la production de membranes complètement molles, dans les expériences qui précèdent, répond en partie à la question, car la magnésie n'était pas éliminée du milieu dans lequel je forçais ces animaux de vivre, et je n'ai rien rencontré qui puisse faire admettre une assimilation de sels de cette base et leur emploi à

la réfection de la coquille. Je ne nie pas, toutefois, que des essais dans cette voie ne soient à entreprendre : donneront-ils des résultats? il est permis d'en douter un peu si l'on en croit les insuccès obtenus par MM. Irvine et Woodhead [1], sur les œufs de poule. Ces deux expérimentateurs ayant en effet tenté de substituer les sels de strontium et de magnésie aux sels de chaux, dans l'alimentation des poules pondeuses, les résultats furent négatifs.

« Aucune coquille ne fut produite au cours de l'expérience, tandis qu'il s'en produisit dans les quarante-huit heures, lorsque la chaux remplaça la magnésie ou le strontium dans l'alimentation. »

Réfection du test chez les Gastéropodes terrestres. — La faculté qu'ont les Gastéropodes terrestres et en particulier les Hélicides de réparer les brèches faites à leur test est depuis longtemps connue. On rencontre tous les jours des *Helix* dont la coquille porte les traces de ces réparations, et cette faculté n'est pas un des moindres moyens de défense mis par la nature à la disposition de ces animaux. J'ai indiqué dans un des chapitres précédents, que l'épithélium du sac pulmonaire ou du manteau est chargé de la sécrétion de la couche interne de la coquille, tandis que la formation du périostracum est spécialement dévolue au repli glandulaire du collier. Ceci posé, on doit s'attendre à ne voir intervenir, dans la réparation des brèches faites au test, en tout autre endroit qu'au péristome, d'autre agent que l'épithélium du manteau, et par suite à ne trouver à la surface du cal qui ferme ces blessures, aucune trace de périostracum. C'est en effet ce qui arrive. De plus, le manteau pouvant, au gré de l'animal, se boursoufler plus ou moins, la partie du test réparée se reconnaît toujours aisément à sa forme plus ou moins irrégulière. J'ai été à même de constater, sur *Helix aspersa*, Lin., combien est rapide la reproduction des parties ainsi lésées.

Lorsqu'on a enlevé, avec précaution, une partie de la coquille de cet animal, on trouve au bout de vingt-quatre heures, sur la surface dénudée du manteau, une membrane blanchâtre, dont la surface interne se montre, au microscope, couverte d'une grande quantité de cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux. Cette pellicule et le calcaire qui recouvre sa surface sont uniquement le produit des cellules épithéliales sous-jacentes, et contrairement à ce qu'ont pensé quelques naturalistes et notamment C. Picard [2], le mucus

1. *Revue scient.*, n° 8, 20 février 1892.
2. Picard, *loc. cit.*

« déposé par la bouche de l'animal » n'a aucune part à ce phénomène dont il est facile de suivre les phases dès son début. Aussitôt après l'ablation du test, la partie dénudée du manteau, d'abord mate, devient en quelques minutes luisante et comme lubréfiée, et, au bout de très peu de temps, il est possible d'en enlever une pellicule organique extrêmement mince qu'on ne peut étaler qu'en la faisant flotter dans un liquide. Cette pellicule est couverte de cristaux rhomboédriques entremêlés de globules sphériques et elliptiques. A la lumière polarisée, les uns comme les autres demeurent brillants après l'extinction et prennent des teintes irisées. Sous un grossissement considérable (300 diamètres), les globules présentent nettement la structure des sphéro-cristaux (fig. 67, Pl. XXII). Le fait suivant dénote avec quelle rapidité marche le phénomène : une membrane arrachée à une heure et demie était reformée à six heures du soir. Les cristaux qui parsèment cette membrane mesuraient de 15 à 30 μ de côté et formaient déjà, dans certaines régions, des plages continues. Quant à la membrane organique qui leur servait de support, elle était tellement mince qu'il était presque impossible de l'apercevoir, même avec les plus forts objectifs. Elle ne devenait visible que par sa coloration au vert de méthyle, ou par les replis qu'elle formait en certains endroits de la préparation. L'hématoxyline la colorait également. Quant aux cristaux ils se dissolvaient avec effervescence dans l'acide acétique étendu. J'ai constaté le même phénomène sur *H. pomatia*, mais la marche en est beaucoup moins rapide, et, parmi les cristaux épars à la surface de la membrane, je n'ai pas rencontré de rhomboèdres réguliers.

En suivant de plus près la formation de cette membrane sur un exemplaire d'*Helix aspersa*, on voit qu'au bout de 50 à 60 minutes au plus, elle existe déjà à la surface de l'épithélium; on peut alors y observer la formation des cristaux de carbonate de chaux, dont les formes primitives sont des sphéro-cristaux, d'autres en forme de houppe ou de bouton double, d'autres enfin de forme naviculaire. Plus tard, on voit des plages cristallines où domine la forme rhomboédrique. L'étude très intéressante de l'épithélium, au point de vue de la sécrétion qui donne naissance à ces cristaux ainsi qu'à la membrane elle-même, trouvera sa place un peu plus loin. Il importe, pour le moment, de constater dans quelles conditions se fait la réfection du test, et de rechercher, en employant la méthode

suivie pour Pélécypodes fluviatiles, quelle est l'origine du calcaire chez les Hélicides.

Et d'abord, la réparation du test est-elle bornée à la surface seule des tours de spire? Le bord fracturé de la coquille peut-il être réparé? L'expérience m'a montré qu'il en est ainsi, du moins chez les animaux dont l'accroissement n'est pas encore terminé, et dont, par conséquent, les éléments glandulaires du collier sont en pleine activité.

Ainsi que je l'ai déjà indiqué (81) j'ai pu observer la complète réfection du test chez un jeune exemplaire d'*Helix aspersa* de 15 millimètres de diamètre enlevé à son habitat en plein sommeil hibernal.

Le péristome et une partie du test ayant été enlevés sur une largeur de quelques millimètres, l'animal fut laissé sous une cloche, sans aucune nourriture. Tiré de sa léthargie par l'opération qu'il avait subie, il rampa pendant quelques minutes sur les parois de la cloche, puis se fixa en un point où il demeura immobile. Au bout de 48 heures, non seulement la partie dénudée du manteau était, comme je m'y attendais, recouverte d'une couche de calcaire, mais encore le bord même de la coquille, c'est-à-dire le périostracum était complètement reformé sur tout son pourtour. Je me suis convaincu, par l'examen au microscope d'un lambeau de cette formation, que l'activité des glandes du sinus palléal et de la bandelette qui lui est immédiatement postérieure, étant entrée en jeu, l'animal avait reformé une nouvelle zone de périostracum recouverte de ses globules caractéristiques. De plus, cette zone s'était si bien soudée au cal formé par la sécrétion du manteau, que si je n'eusse été prévenu du fait, l'accroissement se continuant normalement, il m'eût été impossible de reconnaître, à quelque temps de là, que le bord de la coquille avait pu être détruit à un moment donné.

Bien qu'il soit incontestable que les Gastéropodes terrestres ne sauraient emprunter qu'à leur nourriture le calcaire dont ils ont besoin, j'ai institué sur ces animaux des expériences analogues à celles que j'ai faites sur les Pélécypodes.

Que je dusse obtenir des coquilles molles, cela n'était point douteux, mais je voulais rechercher surtout si la sécrétion du calcaire n'amènerait pas quelques modifications dans les tissus ainsi que dans la marche de l'accroissement même de l'animal.

La préparation d'une nourriture complètement dépourvue de calcaire n'était pas chose très aisée à obtenir. Je suis parvenu de la manière suivante à réaliser cette condition. Dans du sable quartzeux préalablement traité par l'acide chlorhydrique, puis lavé à l'eau distillée, jusqu'à ce que le

liquide fût sans action sur le tournesol, je semai des graines de haricot et de laitue. Cette dernière plante végétant beaucoup plus facilement, et mieux acceptée par les animaux, devint la nourriture prédominante; ces plantes furent arrosées d'un engrais chimique dont j'avais éliminé avec soin toute trace de calcaire, et composé de : chlorure de potassium, azotate et sulfate de potasse, chlorhydrate d'ammoniaque et phosphate de soude. Les animaux furent soumis à ce régime du mois d'août au milieu de décembre. Parallèlement, un lot d'animaux de même taille fut maintenu dans les mêmes conditions d'éclairage et de température, mais nourri de végétaux semés en pleine terre. Je m'étais adressé pour ces expériences à de jeunes *Helix aspersa* en plein développement de leur coquille, et dont l'activité des tissus sécréteurs était, par conséquent, à son maximum.

Les dimensions des animaux, tous recueillis très jeunes et presque au sortir de l'œuf, variaient de 2 à 4 millimètres (diamètre de la coquille).

Le 10 décembre, je suis obligé, faute de nourriture, de mettre fin à l'expérience. La comparaison des dimensions, entre les deux lots d'animaux, donne les chiffres suivants en millimètres :

Animaux sans chaux : 7-8-7,5-8-10-8; *Moyenne*, 8;

Témoins : 12-11-11,5-13-12-11-10-12-10; *Moyenne*, 11, 3.

Le petit nombre de survivants du premier lot montre bien que le régime n'était pas absolument favorable aux animaux en expérience.

La coquille des *Helix* du premier lot est incolore, *molle* et transparente. Celle des témoins ne diffère pas sensiblement des coquilles normales d'exemplaires de même taille recueillis en liberté. Elle est dure, calcaire, rougeâtre et porte des zones colorées brunâtres.

Le calcaire n'a pas toutefois entièrement disparu des coquilles du premier lot, comme le font voir l'examen microscopique et l'action de l'acide acétique, mais il est en quantité extrêmement faible. Il est probable qu'ici encore, l'animal a dû épuiser la petite réserve de sels de chaux qu'il avait pu emmagasiner depuis la sortie de l'œuf.

L'examen comparatif des tissus n'est pas moins intéressant : rien, chez les *Hélix* nourris normalement, ne distingue les tissus du collier et du manteau de ceux des exemplaires recueillis en liberté le jour même. Il en est tout autrement, chez les exemplaires soumis au régime de la privation de calcaire.

La bandelette palléale existe encore, mais elle est peu développée; ses cellules turgescentes à l'état normal, sont, pour ainsi dire, réduites à leurs noyaux qui sont allongés, volumineux et fortement colorés par l'hématoxyline. Il en résulte que la glande qui, à l'état normal, est surtout remarquable par la coloration rose que prend par l'hématoxyline-éosine le protoplasma granuleux de ses éléments, sur lequel tranchent les noyaux colorés en violet, ne paraît ici former, sous un faible grossissement, qu'une masse d'un violet bleu. Chez les exemplaires témoins, au contraire, les noyaux ovales et colorés en violet clair sont pourvus de granulations jaunâtres, indice de l'activité de la cellule.

Ces résultats confirment ce que j'ai déjà dit du rôle de la bandelette palléale dans la sécrétion de la couche calcaire externe des *Hélicides*.

Quant à la *glande globuligène*, elle ne paraît pas avoir subi de modifications, et la surface externe du périostracum est toujours couverte de globules.

Dans toute la région du bourrelet extérieure à la coquille, on ne retrouve plus, au milieu du tissu conjonctif, que les glandes à mucus. Les glandes calcaires sont vides ou ont cessé d'être visibles.

Des modifications du même ordre ont été subies par l'épithélium du sac pulmonaire, elles ont surtout porté sur la dimension des éléments épithéliaux. Rien de plus instructif que de comparer les éléments de l'épithélium du manteau d'*Helix aspersa* suivant qu'ils sont à leur maximum ou à leur minimum d'activité. J'ai dit tout à l'heure combien rapidement se reforme, à la surface du manteau, la membrane organo-calcaire destinée à fermer les brèches de la coquille. Non seulement cette réparation est rapide, mais elle est tellement abondante et prolongée qu'il m'a été possible de voir, pendant près de deux mois, des exemplaires d'*Helix aspersa* privés de toute nourriture, reproduire tous les jours, avec une constante régularité, la membrane qu'on leur enlevait chaque matin.

Si nous comparons l'épithélium d'un de ces animaux soumis ainsi, pendant 50 jours, à une *hypersécrétion* forcée, avec ceux d'un exemplaire de la même espèce, et de taille à peu près égale, enlevé à son habitat en pleine sécrétion de son test, d'un troisième en hibernation, et enfin d'un quatrième animal privé de calcaire pendant trois mois, nous pourrons être une fois de plus convaincus, par la vue des figures 89-90, 111, 112 et 113, Pl. XXIII, des modifications que peut subir un élément sécréteur, suivant le rôle qu'il est appelé à jouer. Nous trouvons ici, plus net et plus prononcé, le phénomène déjà constaté chez l'*Anodonte* à propos de la réfection des couches de nacre. Le développement des cellules épithéliales a pris, chez l'animal dépourvu quotidiennement de sa pellicule de réfection, une exagération en rapport avec l'activité de ses cellules. Celles-ci sont considérablement allongées, leur noyau est devenu très granuleux, et leur extrémité distale est remplie de fines granulations. En examinant avec attention une préparation de cet épithélium coloré par l'hématoxyline-éosine, on y rencontre deux aspects différents des cellules.

Les unes ont un noyau elliptique large et granuleux. Celui des autres est au contraire très allongé, fortement teinté par l'hématoxyline et dépourvu de granulations. Le corps de la cellule est lui-même très aminci et s'élargit seulement vers son extrémité. Ce sont probablement des éléments arrivés au terme de leur activité fonctionnelle et en voie de régression (fig. 116, *rr*, Pl. XXIII). Il n'est pas possible, à cause des tailles différentes de ces animaux, de donner des mensurations comparatives des éléments de l'épithélium palléal, mais un coup d'œil sur les figures, toutes dessinées à la même échelle, sera, au sujet des différences d'aspect et de dimensions, plus convaincant que les chiffres.

Chez l'exemplaire en pleine sécrétion de la coquille, les cellules épithéliales du manteau sont encore hautes et étroites. Leur noyau est ovale et rempli de granules très apparents, leur plasma contient également des granulations. Les cellules sont surtout très développées au voisinage de la bande-

lette, mais les dimensions de ces éléments sont déjà inférieures à celles de l'exemple précédent.

Dans l'épithélium à l'état de repos (examiné dans le courant de décembre) (fig. 111), la hauteur des cellules diminue, leur noyau arrondi, beaucoup moins granuleux, occupe le centre de la cellule dont il remplit presque toute la largeur. Quant au plasma, il est presque transparent.

Enfin, chez les exemplaires privés de calcaire, l'épithélium (fig. 112) est réduit à sa plus simple expression. Les cellules en sont presque aplaties ou tout au moins aussi larges que hautes, le noyau arrondi, presque sans granulations, remplit la cellule, dont le rôle paraît réduit à celui de simple élément protecteur; en un mot, en dehors de l'avidité du noyau pour l'hématoxyline, tout indice d'activité sécrétrice a disparu.

De l'ensemble de ces observations se dégage l'évidence du rôle de l'épithélium dans la formation du test. La sécrétion de la trame organique des coquilles et celle du calcaire, par les tissus sous-jacents, ne saurait être révoquée en doute après les expériences dont les résultats viennent d'être exposés. Quant au calcaire lui-même, forcément emprunté, par l'animal, au monde extérieur, ces mêmes expériences, qui en indiquent la source chez les Pélécypodes comme chez les Gastéropodes pulmonés, démontrent que l'épaisseur de la coquille et sa rigidité ne dépendent que de la plus ou moins grande abondance du calcaire dans le milieu ambiant ou dans les *ingesta*.

Ceci reconnu, il convient de rechercher par quel processus le calcaire traverse l'organisme, sous quelle forme et à quel état se fait son émission; en un mot, quelle est son évolution physiologique.

L'intérêt du problème est considérable, puisque les productions calcaires, très répandues dans le monde organique, tiennent une grande place dans l'organisation des êtres vivants. Limitée aux seuls Mollusques et encore à quelques types seulement de la classe, une telle recherche a peu de chance d'aboutir; on voudra bien me pardonner de la tenter et d'essayer de fournir, dans les lignes qui vont suivre, quelques éclaircissements à ce sujet.

VIII

Essai sur le mode de sécrétion du calcaire.

D'après les observations précédentes, et ce qui a été dit sur la formation du périostracum et du ligament, on peut diviser les tissus épithéliaux qui prennent part à la formation du test en deux

groupes bien limités par leurs fonctions : l'épithélium chitinogène et l'épithélium calcigène. Tous deux sont également caractérisés par la forme et les dimensions de leurs éléments. Les caractères des éléments chitinogènes, qui résident surtout dans la coloration intense des noyaux souvent pourvus de granulations, dans l'abondance de granulations jaunes et réfringentes au sein du protoplasma n'ont pas échappé à M. Houssay, qui les a étudiés à propos de la formation de l'opercule. On peut considérer comme type de l'élément calcigène les cellules de l'épithélium du feuillet conchylien de la *Moule* et de l'*Anodonte* par exemple. Dans ce groupe je rangerai l'épithélium nacrigène des Pélécypodes, et aussi celui du manteau et du sac pulmonaire des Gastéropodes. Mais cette désignation n'est peut-être pas absolument précise au point de vue de la fonction, et je ne l'établis qu'en raison de sa commodité : il est en effet bien difficile d'admettre une distinction bien nette entre les deux types d'épithélium de la région dorsale de l'*Anodonte* et de la *Moule*, par exemple. L'un produit le ligament externe uniquement chitineux; l'autre, qui forme la couche interne, sécrète déjà un peu de calcaire et beaucoup de matière organique. De même, nous avons vu l'épithélium nacrigène sécréter à la fois, sous forme de membranes, la conchyoline et le calcaire qui l'imprègne. La vérité est donc que, si les éléments purement chitinogènes peuvent être nettement séparés, il ne se rencontre pas d'élément épithélial *exclusivement calcigène et que tous sécrètent en plus ou moins grande quantité la matière organique*.

Ce qui importe surtout, d'ailleurs, c'est que la part qui revient à chacun de ces deux épithéliums soit bien établie. Il existe, au point de vue du fonctionnement de ces éléments sécréteurs, une différence capitale : c'est que jamais les éléments épithéliaux que je range dans le groupe des *calcigènes*, ne produisent de formations par *contact direct et continu*, comme le font généralement les éléments chitinogènes. Et c'est là ce qui permet de tracer une ligne de démarcation bien nette entre les éléments producteurs du test proprement dit (couches calcaires) et ceux de ses annexes (ligament).

L'épithélium nacrigène produit, comme on l'a vu chez la *Moule* et chez l'*Anodonte*, pour la nacre, et chez *Helix aspersa*, pour la couche interne équivalente à cette dernière, des membranes organiques homogènes très minces sur lesquelles le calcaire se dépose

sous la forme de masses amorphes ou de cristaux bien définis. Il faut donc que cet épithélium ait la faculté de produire alternativement ces deux formations différentes. Je base cette appréciation sur les observations suivantes :

Ainsi que je l'ai déjà indiqué, j'ai vu sortir des cellules épithéliales de l'*Anodonte* des globules anhistes et réfringents semblables à ceux qui se rencontrent à la surface interne du périostracum. J'ai souvent observé ces mêmes productions dans le mucus palléal de la plupart des animaux que j'ai examinés. L'épithélium du sac pulmonaire se prête facilement, comme on va le voir, à l'étude des formations de cette nature. Lorsqu'on examine vivantes, sur des lambeaux dissociés, les cellules de cet épithélium, soit dans l'eau, soit dans le sérum artificiel ou le sang de l'animal, on voit toujours, à leur partie supérieure, une large zone absolument transparente, tandis que tout le reste du plasma cellulaire est rempli de granulations jaunâtres disposées en files régulières verticales, et masquant presque le noyau (fig. 75, Pl. XXII). Au bout de quelques instants, la membrane distale de ces cellules semble se soulever en cloche, et sans qu'aucune rupture soit apparente, la surface libre de l'épithélium est bientôt recouverte d'un grand nombre des globules en question. La présence de l'eau semble activer ce phénomène dû peut-être à l'osmose. Cependant il se produit, avec un peu moins d'intensité, il est vrai, quand on emploie comme milieu conservateur le sang de l'animal. Sur la coupe optique, la cellule vivante paraît nettement pourvue d'une cuticule mince au-dessous de laquelle il m'est quelquefois arrivé de rencontrer des globules hyalins de grosseur variable, à peine visibles. J'ai pu assister sur une cellule à la sortie d'un de ces globules. Il n'y a aucune rupture de la membrane distale.

En examinant directement la membrane de réfection récemment produite par un *Helix aspersa*, j'ai rencontré, à sa surface, un certain nombre de cellules épithéliales tantôt libres, tantôt adhérentes à la membrane. J'ai vainement cherché sur ces éléments une membrane cuticulaire. Celle-ci est au contraire très visible, après fixation de l'épithélium par les vapeurs d'osmium et dissociation dans le liquide acéto-chromique de Bernard (79). La membrane cuticulaire se sépare facilement sous la traction de l'aiguille et les nombreux replis qu'elle forme alors la rendent visibles même à plat. Quant aux cellules, leur noyau se colore très facilement par le vert de

méthyle. Il en est de même du protoplasma, jusqu'au tiers antérieur environ de la cellule. Après différents essais de dissociation et de coloration de ces cellules, j'ai réussi à les observer avec tous leurs caractères par le procédé suivant. Un lambeau du tissu est plongé dans l'eau distillée additionnée d'une ou deux gouttes d'une solution à 1 0/0 d'acide osmique. Après quelques minutes de macération, l'épithélium se laisse facilement détacher avec la pointe de l'aiguille. On obtient ainsi des lambeaux entiers où les cellules conservent leur position; tous ces éléments sont colorés sur la lamelle même et montés en glycérine. Cette observation a été faite sur un exemplaire arraché à son habitat en pleine hibernation, et dénudé d'une partie de sa coquille, douze heures après la formation d'une membrane de réfection. Les cellules sont coniques, les plus longues atteignent 33 μ de longueur sur 6 μ de largeur. Le noyau ovale contient des granulations et un nucléole peu apparent. La partie du plasma qui surmonte le noyau est bourrée de granulations jaunâtres très réfringentes. Le tiers supérieur de la cellule est hyalin et incolore. On y aperçoit encore quelques granulations beaucoup moins apparentes. Enfin le plateau est épais et sa réfringence colloïdale rappelle celle du collenchyme végétal. C'est ce plateau qui fournit la membrane de réfection et il semble que ce ne soit pas là une membrane limitante à proprement parler, mais un produit de la sécrétion cellulaire qui se reforme continuellement (fig. 68, Pl. XXII). La partie hyaline qui sépare ce plateau des granulations paraît être le produit de la transformation du corps granuleux. Elle se colore en vert pâle par le vert de méthyle. Je ne crois pas avoir été dupe, dans cette observation, de quelque illusion, car j'ai rencontré différents états de cellules épithéliales, depuis la forme aplatie pourvue d'un noyau rond remplissant à peu près toute la cellule, jusqu'à une forme très allongée à noyau elliptique. La zone incolore augmente toujours avec le développement de la cellule; presque nulle dans le premier cas, elle remplit dans le second, le 1/3 de celle-ci.

Je crois possible d'expliquer ainsi la formation des membranes. Elles sont constituées par l'ensemble des plateaux cellulaires à la surface interne desquels le protoplasma émet les globules produits de la sécrétion de la zone pellucide de la cellule. Cela fait, les plateaux se reforment, préparant ainsi une nouvelle membrane, pendant que s'accumulent dans le corps cellulaire les éléments d'une nouvelle formation de globules.

J'ai essayé sur ces derniers qui sont probablement l'origine des cristallisations de la membrane, l'action des divers réactifs. L'acide acétique est sans action sur eux de même que la potasse.

L'oxalate d'ammoniaque n'y produit aucun changement immédiat; cependant, après un long séjour dans la chambre humide, en présence de ce réactif, les globules cessent d'être transparents et se remplissent de granulations où j'ai vainement essayé de reconnaître, à l'aide des plus forts grossissements, les octaèdres caractéristiques d'oxalate de chaux.

Sur une coupe de l'épithélium du sac pulmonaire d'*Helix aspersa*, au moment de la grande activité de la sécrétion de la coquille, on peut voir la membrane sécrétée par les cellules (fig. 82, Pl. XXII), et entre elle et la nouvelle cuticule, quelques globules colorés par le carmin au milieu de masses amorphes et granuleuses.

Dans les coupes du tégument tout entier du manteau, on rencontre au-dessous de l'épithélium une couche musculaire superposée à une assise de cellules à pigment. Entre ces cellules, et au-dessous d'elles, j'ai déjà décrit des globules assez semblables à ceux dont je viens de parler. Ces globules jouent-ils un rôle dans la formation du test? je ne connais pas de voie par laquelle ils puissent être rejetés au dehors. Je ne les ai plus rencontrés chez les animaux privés de calcaire, ce qui me donne à penser que ce sont peut-être des matières de réserve, mais je ne puis rien affirmer à cet égard.

Les nombreux essais que j'ai tentés pour déceler le passage du calcaire à travers les tissus sont demeurés infructueux. J'ai vainement et longtemps cherché une réaction, une coloration quelconque, permettant de reconnaître la présence de la chaux ou de ses sels dans les tissus glandulaires.

Les réactifs colorants n'ont donné aucun résultat précis. Cependant la teinture de cochenille a fourni à cet égard des indications inattendues : chez tous les Pélécypodes dont les tissus ont été colorés *in toto* ou sur la lamelle par cette teinture, ce sont toujours les éléments épithéliaux opposés à la coquille, c'est-à-dire ceux du feuillet branchial qui se sont colorés en violet. Il en a été de même des glandes internes signalées et décrites par Tullberg et B. Rawitz. Quant à l'épithélium du feuillet conchylien, il a toujours pris une coloration rouge indiquant une sécrétion acide. Quant aux autres procédés que j'ai pu mettre en œuvre, ils ne m'ont donné, malgré

leur sensibilité, aucun résultat. J'ai vainement essayé d'obtenir, par une longue macération des pièces dans des solutions neutres ou acides d'oxalate d'ammoniaque, la formation, dans les tissus, de cristaux octaédriques d'oxalate de chaux, dont la présence aurait décelé cette base. Sachant combien la phtaléine du phénol est sensible aux moindres traces d'alcali libre, j'imaginai d'essayer de précipiter la chaux des sels calcaires à l'aide d'une solution de potasse; puis, cet alcali ayant été soigneusement enlevé par des lavages à l'alcool, jusqu'à neutralité parfaite du liquide, de faire intervenir la phtaléine du phénol. Les résultats furent encore négatifs. L'alizarine, la fuschine, suivie de décoloration par l'alcool acidulé d'acide chlorhydrique, ne m'ont fourni aucune coloration spéciale des tissus épithéliaux. J'essayai d'introduire par la voie des aliments une solution qui, suivant dans les tissus, le même chemin que le calcaire, pût se déceler facilement par les réactifs. Des exemplaires d'*Helix aspersa* furent nourris de pain arrosé d'une solution de citrate de fer qu'ils mangèrent sans répugnance. Je n'ai retrouvé dans les tissus, par les réactifs appropriés, aucune trace du fer absorbé.

Enfin, les essais d'alimentation par la garance, qui m'avaient été suggérés par les expériences de Flourens, n'ont pas eu davantage de succès.

Cependant, le sang des Mollusques contient un sel de chaux en abondance, comme le montre l'action de l'oxalate d'ammoniaque sur ce liquide. Il en est de même de l'épais mucus recueilli avec précaution à la marge de la coquille; seulement les cristaux d'oxalate de chaux obtenus avec ce dernier se forment lentement et sont plus petits; il semble que la présence des matières organiques soit un obstacle à la cristallisation.

En présence du peu de succès de ces tentatives, je dus renoncer à déceler la localisation du calcaire dans les tissus. Aussi bien la constatation de ce corps dans le mucus était suffisante pour rendre plausible l'intervention de ce dernier dans la formation du test.

Ayant toujours rencontré, dans le mucus de l'*Anodonte*, des cellules amiboïdes phagocytaires dont j'ai déjà parlé, j'ai cherché s'il existe sous l'épithélium des espaces intercellulaires permettant leur expulsion au dehors. Je n'y ai pas réussi, ni par les injectious à la gélatine, ni par les procédés d'imprégnation indiqués par Nalepa (63). Je dois considérer l'épithélium de l'*Anodonte* comme dépourvu de toute cavité intercellulaire, et je persiste à regarder la présence

des leucocytes dans le mucus, comme consécutive à des lésions de l'épithélium ou comme le résultat de la diapédèse.

J'étais donc confirmé, par cette série de négations, dans l'opinion que le mucus sécrété par le manteau est le seul agent effectif de la production du calcaire. Comme je l'écrivais récemment (82), les cristallisations observées sur les parois internes du périostracum chez l'*Anodonte*, qui semblent une réserve de matériaux non employés, indiquent que si les formations calcaires du bord de la cellule sont le produit de l'activité sécrétrice du manteau, elles ne peuvent se déposer qu'au sein d'un liquide homogène et être par conséquent sécrétées à cet état.

Or, le mucus palléal, contenu dans une cavité close de toutes parts, contient de la chaux, je l'ai montré tout à l'heure, mais à quel état se trouve cette base?

L'acide acétique ne détermine dans le mucus aucune efferves-cence sensible. Les quelques bulles gazeuses que j'ai pu observer, en faisant l'expérience sur la platine du microscope, étaient si rares, que j'ai cru pouvoir les attribuer à quelques parcelles de calcaire arrachées au test en recueillant le mucus. On verra que cette absence d'effervescence n'implique pas, cependant, celle du carbonate.

Quel est donc l'agent qui détermine, au sein du mucus, la préci-pitation ou la cristallisation du calcaire sous la forme constante de carbonate de chaux?

Bien des solutions de ce problème ont été proposées, dont quel-ques-unes ont été énoncées dans le courant de ce travail. Schmitd, on se le rappelle, admet la sécrétion de la chaux à l'état d'albuminate basique résultant de la décomposition d'un albuminate neutre en dissolution dans le sang. Cet albuminate basique serait décomposé par l'acide carbonique de l'eau en albumine libre et en carbonate de chaux.

Hessling, moins explicite, attribue également à l'acide carbonique contenu dans l'eau la décomposition du produit sécrété par le manteau en conchyoline et en carbonate de chaux.

Si ingénieuses que puissent être ces théories, elles ne sauraient trouver leur application aux Pélécypodes pourvus d'un périostracum, puisque, grâce à cette membrane, le mucus est, comme je viens de le dire, enfermé dans une cavité close de toutes parts et où l'eau ne saurait pénétrer. Je sais bien qu'on a la ressource des phéno-mènes osmotiques, mais ce serait une complication de plus.

Or, la nature a généralement des procédés d'une simplicité plus grande.

Je n'ai pas voulu, cependant, laisser ce point sans vérification sinon directe, au moins approximative. Dans l'impossibilité où j'étais de tenter l'élevage de Mollusques fluviatiles dans l'eau complètement dépourvue d'acide carbonique, puisque l'activité respiratoire de l'animal n'eût pas manqué d'en produire continuellement, j'ai tourné la difficulté en m'adressant aux Gastéropodes pulmonés, chez lesquels il était permis de supposer, en se conformant à la théorie proposée par Hessling, que l'acide carbonique de l'air pouvait produire la calcification.

Je dénudai d'une partie de leur coquille, au niveau du cœur, un peu en avant de cet organe, quelques exemplaires d'*Helix aspersa*, et les plaçai dans une éprouvette à dessécher les gaz dont la partie inférieure, obturée par un tampon d'ouate, contenait quelques fragments de potasse caustique humide destinée à absorber au passage l'acide carbonique excrété par les animaux en expérience. Par l'ouverture supérieure de l'éprouvette, je fis arriver bulle à bulle, au moyen d'un aspirateur, de l'air dépouillé de toute trace d'acide carbonique par son passage à travers des tubes en U remplis de potasse caustique humide. A l'entrée et à la sortie de l'appareil, l'air traversait un tube à boules de Liebig, contenant de l'eau de chaux qui est demeurée limpide pendant toute la durée de l'expérience. D'autres animaux, également dénudés d'une partie de leur test, avaient été placés, comme témoins, dans l'atmosphère du laboratoire. On a vu avec quelle rapidité se produit le cal destiné à réparer les blessures du test. Au bout de très peu de temps, je constatai, sur les deux lots d'animaux, l'apparition d'une membrane de réfection et, à la fin de l'expérience, qui dura plusieurs jours, il me fut impossible de rencontrer la moindre différence entre les témoins et les *Helix* placés dans l'air dépourvu de son acide carbonique. C'est tout au plus si, dans le début, la marche du phénomène est un peu ralentie chez ces derniers. J'attribue ce retard à l'action desséchante de la potasse qui probablement gênait la sécrétion.

Ces résultats me permettent de conclure que le milieu ambiant n'a aucune influence sur la production du carbonate de chaux.

Dans ces conditions, il faut bien admettre ou bien que le carbonate de chaux préexiste tout formé dans le mucus, ou bien qu'il y prend naissance par la mutuelle réaction de ses éléments constitutifs sécrétés séparément. Comme on l'a vu, Harting a réussi à produire, en faisant réagir, dans un milieu albumineux, des carbonates alcalins sur un sel de calcium, des formes cristallines diverses dont

un grand nombre sont analogues à celles qui se produisent dans les coquilles en voie d'accroissement. Parmi ces formations, les sphéro-cristaux isolés ou groupés de façon à former un champ polygonal, les cristaux en sablier ou en double bouton peuvent être cités comme des formes identiques à celles que j'ai observées dans les productions naturelles. L'auteur a obtenu ces calcosphérites, ainsi qu'il les appelle, toujours constitués par un sel calcaire associé à l'albumine, toutes les fois que, par une double décomposition chimique, il a déterminé la production du carbonate de chaux à l'état naissant en présence de l'albumine. Mais cette voie de la double décomposition est-elle bien la voie suivie dans la nature ? L'identité de forme et de structure que nous avons toujours constatée dans toutes les cellules d'un même épithélium permet difficilement de supposer que certaines de ces cellules puissent être chargées de sécréter un sel calcaire, d'autres un sel alcalin ; et, d'autre part, il ne faut pas oublier que l'emploi de la teinture de cochenille n'a jamais révélé de sécrétion alcaline de cet épithélium. Au contraire, comme je l'ai dit, les tissus adjacents au test ont toujours été colorés, par ce réactif, en rouge orangé.

Dans un article sur « les récifs de corail et les formations des mers modernes », John Murray (77) attribue aux matières azotées excrétées et au carbonate d'ammoniaque produit par les animaux, la précipitation du carbonate de chaux. Il se peut qu'il en soit ainsi, dans le cas particulier des coraux, où un grand nombre d'animaux périssent à côté d'autres en pleine vie. En tout cas, des expériences de la nature de celle qui consiste à rechercher du carbonate d'ammoniaque dans l'eau de mer d'un vase où l'on a laissé séjourner un crabe pendant plusieurs jours ne sauraient avoir une valeur bien réelle. Quoi qu'il en soit, je me suis assuré, sur des *Anodontes*, à l'aide du réactif si sensible de Nessler, que le mucus de ces animaux ne contient pas la moindre trace de composés ammoniacaux.

De négation en négation, j'en arrivai à cette hypothèse que le carbonate de chaux absorbé par l'animal ou résultant de la décomposition dans l'organisme des sels de chaux absorbés, doit s'accumuler dans les cellules épithéliales de celui-ci d'où il est expulsé au dehors, en mélange avec l'albumine, sous forme de mucus. Mais encore faut-il que ce carbonate soit sous une forme soluble. Il m'a paru simple et conforme aux procédés habituels de la nature, d'admettre que c'est à la faveur de l'acide carbonique provenant

des combustions de l'organisme, que le sang peut se charger du carbonate calcaire, qu'il transporte ainsi dissous, jusqu'aux cellules épithéliales.

Le mucus une fois déversé au dehors par ces dernières, la cristallisation du calcaire ne serait plus qu'une question de séparation moléculaire : la dissociation du bicarbonate en dissolution dans le liquide devant forcément amener la cristallisation du carbonate en mélange avec l'albumine à l'état de calcosphérites de formes variables.

Je ne dois pas oublier que l'action de l'acide acétique ne détermine dans le mucus aucune effervescence, ce qui ne laisse pas de sembler quelque peu incompatible avec l'hypothèse que je viens d'émettre.

Malgré cela, je pris le parti, en dernier lieu, de suivre la méthode imaginée par Harting et d'essayer de reproduire, dans les conditions qui viennent d'être énoncées, des formations cristallines semblables à celles du test des Mollusques.

Dans ce but, je procédai à la préparation de ce que je puis nommer un *mucus artificiel*, de la manière suivante : Je mis en contact, dans un flacon, avec de l'eau gazeuse ordinaire, et quelques pincées de carbonate de chaux précipité et lavé (craie préparée des pharmacies), de l'eau albumineuse obtenu par le battage d'un blanc d'œuf avec l'eau distillée. — Après de fréquentes agitations et quelque temps de contact, le liquide fut filtré et recueilli parfaitement limpide.

J'abandonnai, d'une part, une fraction du liquide à elle-même, dans un flacon recouvert d'une feuille de papier à filtrer, et d'autre part, je fis évaporer, à une douce chaleur, ou sous une cloche en présence de chaux vive, quelques gouttes du même liquide déposées sur des lamelles de verre.

Dans ces conditions, le liquide se trouble au bout de quelques minutes. On y voit apparaître, sous le microscope, de très fines granulations animées d'un mouvement rapide. Le liquide, après évaporation lente, abandonne sur la lamelle une tache blanchâtre et brillante.

Sous un grossissement suffisant, celle-ci présente, sur ses bords, sous une mince pellicule d'albumine coagulée et fendillée par la dessiccation suivant des lignes géométriquement régulières, des formations cristallines qui rappellent de trés près celles que j'ai décrites plus haut. Ce sont des cristaux sphériques, dont la dessiccation de la pellicule a quelquefois déterminé l'éclatement en deux ou trois segments. Ces cristaux sont ou bien isolés, ou bien accolés deux à deux; leur structure à la fois radiaire et concentrique est très apparente, et ils demeurent brillants dans la lumière polarisée. Il est facile de suivre, sur le porte-objet même, la genèse de ces cristallisations qui débutent toujours par l'apparition, dans la masse de

mucus artificiel, de petites sphères jaunâtres entièrement transparentes, dont l'analogie est on ne peut plus frappante avec les globules réfringents du périostracum. Peu à peu, on les voit s'obscurcir et prendre la forme de sphéro-cristaux. Le volume de ces formations augmente jusqu'à la complète dessiccation de la masse. Je ne doute pas que, si l'évaporation ne venait mettre fin à l'expérience, il ne soit possible de voir ces corps augmenter encore de volume et se réunir pour former des champs continus de polyèdres, comme cela a lieu dans la coquille, et comme Harting a pu le réaliser pour une autre voie.

Si on change les proportions de l'albumine et de la solution calcaire, de façon à modifier la concentration et la densité du mucus artificiel, on obtient des variations intéressantes dans l'aspect et la structure des formes cristallines.

Lorsque le calcaire est abondant et l'albumine en quantité moindre (1/3 environ d'eau albumineuse pour 2/3 de solution de bicarbonate de chaux) on obtient les formes que je viens de décrire. Ces cristallisations où la structure radiée prédomine, ont une tendance à se grouper deux à deux, elles sont assez volumineuses et leurs contours sont souvent irréguliers.

L'aspect change lorsqu'on augmente la proportion d'albumine. Il semble que cette augmentation de la viscosité du milieu amène un groupement plus régulier, plus géométrique des molécules. Les sphérolithes formés (fig. 97, Pl. XXIII) sont absolument réguliers, leur volume est beaucoup moindre, ils n'ont plus la tendance à se grouper qui caractérise les formations précédentes ; enfin, la matière organique y est beaucoup plus abondante, ce qui détermine la formation de couches concentriques très nettes autour d'un point central brillant. Quant à la structure radiée elle n'est plus sensible. La lumière polarisée détermine, dans ces formations, l'apparition de la croix noire classique. Après l'action de l'acide acétique étendu qui détruit le calcaire, la forme globulaire persiste, mais les couches concentriques ne sont plus apparentes, et la croix noire ne se produit plus. Ce sont donc des couches concentriques de lamelles cristallines qui déterminent ce phénomènes. La température, comme l'a bien remarqué Harting, favorise le développement de ces productions.

Quant au mélange abandonné à lui-même, il ne tarde pas à se troubler près de la surface, où se forme lentement une mince pellicule d'albumine parsemée de cristaux extrêmement ténus ou plutôt de granulations de carbonate de chaux. Je n'ai jamais rencontré, sur cette mince membrane, de masse cristalline quelconque.

L'acide acétique fait complètement disparaître le dépôt calcaire, en laissant une très fine membrane organique ; on retrouve encore ici une complète analogie avec ce qui se passe dans l'accroissement normal de la coquille : l'aspect de la membrane artificiellement obtenue est identique à celui des membranes de la couche de nacre des Pélécypodes et principalement de l'Anodonte.

Comment expliquer cependant, si le mucus contient du bicarbonate calcaire, qu'il ne fasse pas effervescence aux acides? Je me

suis demandé si la présence des matières albuminoïdes n'était pas un obstacle à la production de ce phénomène, soit que l'acide en coagulant la matière organique autour des molécules calcaires ne puisse plus les attaquer, soit que l'albumine joue vis-à-vis de l'acide carbonique naissant, le rôle de dissolvant. Il était facile de s'en assurer; or, le mucus artificiel m'a donné à cet égard les mêmes résultats que le mucus naturel. Sur une lamelle de verre, la réaction n'est pas sensible à l'œil; c'est tout au plus si, au microscope, on voit se former quelques bulles gazeuses. L'addition au mucus artificiel d'un volume d'acide acétique étendu égal au sien, dans un tube à essai, n'amène aucune réaction, tant qu'on n'agite pas le tube, bien que les deux liquides se mélangent lentement.

Quant au dégagement gazeux obtenu par l'agitation, il est extrêmement faible.

Si donc la présence de matières colloïdales ne s'oppose pas tout à fait au dégagement de l'acide carbonique, il est clair qu'elle le retarde considérablement, et la concordance de ce fait avec celui que j'ai observé sur le mucus naturel réduit à néant l'objection que je m'étais faite relativement à la possibilité de l'existence du calcaire à l'état de bicarbonate de chaux dans le mucus des Mollusques.

On dira peut-être qu'il existe, entre ces formations et les formations naturelles, une différence de dimensions et que ces dernières prennent un développement considérable. Il ne faut pas oublier qu'il est impossible de réaliser complètement par des procédés artificiels les conditions du phénomène et que, dans la nature, la sécrétion continue de l'épithélium enrichit le mucus et maintient sa composition constante.

Les conclusions à tirer surtout de ces dernières recherches sont les suivantes :

1° Rien ne paraît s'opposer à ce que le carbonate de chaux soit *amené par le sang et versé au dehors par les cellules épithéliales à l'état de bicarbonate calcaire en dissolution dans le mucus, pour cristalliser ensuite en mélange avec la matière organique, après le départ de l'acide carbonique.* Cette explication qui ne suppose aucune intervention étrangère au produit sécrété, dont la transformation en substance de la coquille se poursuivrait en vertu des lois de la physique, a sur les autres l'avantage de sa simplicité.

2° Ainsi que l'avait déjà remarqué Harting, j'ai constaté que les arrangements moléculaires des cristallisations obtenues dépendent

des proportions des matières colloïdes et minérales et par conséquent de la concentration et de la viscosité du mucus. Non seulement on s'expliquerait ainsi, facilement, pourquoi la matière organique prédomine dans telle coquille et le calcaire dans telle autre, pourquoi certaines parties du test sont formées de cristaux volumineux, les autres de granulations calcaires presque amorphes, mais encore comment, sur un même animal, on peut déterminer, suivant les conditions dans lesquelles il est placé, l'apparition, en certains points du test, de formations cristallines très diverses.

Quelques jours après le dépôt, à la Société de biologie, du mémoire [1] que je viens de reproduire presque textuellement, la *Revue scientifique* publia une analyse des intéressantes recherches de MM. Irvine et Simes Woodhead, de la Société royale d'Edimbourg, sur la production du carbonate de chaux par les animaux [2]. Je n'avais aucune connaissance de ce travail ni des recherches qui, exécutées simultanément avec les miennes, ont conduit, comme on va le voir, par une voie un peu différente, les deux expérimentateurs anglais à des conclusions presque identiques aux miennes.

D'une série d'expériences qui ont porté tant sur les Vertébrés (Poule) que sur les Crustacés, il paraît résulter que *l'organisme de la Poule comme celui du Crabe peuvent transformer en carbonate de chaux d'autres sels de la même base, et qu'il n'est pas nécessaire que la chaux leur soit fournie sous la forme de carbonate.* Après son introduction dans l'organisme, le sel (sulfate de chaux), très abondant dans l'eau de mer, se transformerait, dans le tube digestif, en phosphate ou en chlorure, peut-être même en savon calcaire, et arrivé au lieu de la formation du dépôt calcaire se déposerait sous la forme de carbonate, « *étant mis en présence de l'acide carbonique à l'état naissant dégagé par les cellules organiques, par le protoplasma* ».

On voit que ces auteurs n'admettent l'intervention de l'acide carbonique qu'au terme de l'évolution du sel calcaire à travers l'organisme. Il n'y a rien d'impossible à cela, et je ne vois aucune raison pour refuser aux cellules épithéliales le pouvoir de sécréter de l'acide carbonique. Mais comme c'est là une fonction générale de la vie cellulaire, il n'y a aucune raison non plus pour qu'elle ne s'accomplisse pas aussi bien dans les profondeurs de l'organisme, de sorte

1. Séance du 30 janvier 1892.
2. *Revue scient.* (t. 49, n° 8, 1er semestre 1892).

que l'explication de MM. Irvine et Woodhead ne peut que s'ajouter à celle que j'ai proposée.

Je ne doute pas que des expériences dirigées dans ce sens, et analogues à celles que j'ai fait connaître à propos de la réfection du test, ne puissent amener à la connaissance du mode de production du calcaire dans les divers tissus des animaux.

Conclusions.

Des études histologiques et expérimentales dont j'ai donné le détail se dégage tout d'abord cette conclusion que le plan général suivant lequel sont disposées les parties qui contribuent à la formation du test est, au fond, identique dans toutes les classes des Mollusques. La distribution de ces organes, la nature et le rôle des éléments qui les constituent sont en effet entièrement comparables dans tous les genres.

Le test est produit par deux sortes d'épithéliums successifs : l'épithélium calcigène et l'épithélium chitinogène; chacun a ses caractères bien déterminés.

L'étude détaillée de la coquille et de ses annexes, ainsi que des tissus sous-jacents chez l'*Anodonte* et la *Moule commune*, confirme la sécrétion du périostracum par les cellules glandulaires du fond du repli palléal et son épaississement graduel par les cellules de la face interne du feuillet conchylien.

Au sujet de la partie calcaire de la coquille, j'ai montré que l'accroissement en élongation n'a lieu qu'au bord, conformément à l'opinion généralement admise. D'autre part l'accroissement en épaisseur ne se fait que dans la couche de nacre ou son équivalente, et il a été démontré qu'en dehors de l'extrême bord de la coquille, où elle se forme, la couche de prismes n'est susceptible d'aucun accroissement par intussusception, contrairement aux opinions soutenues récemment en Allemagne.

Le rôle afférent à l'épithélium des différentes parties du manteau dans la formation du test a été spécifié, et la formation du ligament décrite pour la première fois chez la *Moule* et l'*Anodonte*. Il ressort de cette partie de mes recherches que le ligament est toujours sécrété par l'épithélium de la suture dorsale et que chacune des parties qui le constituent est formée par des éléments cellulaires propres. J'ai insisté, à ce propos, sur le rôle et les caractères des

éléments chitinogènes de l'épithélium, rapproché la formation de la couche externe du ligament de celle du périostracum, reconnu la nature myo-épithéliale des cellules spéciales qui contribuent, dans la région dorsale, à donner au ligament interne sa structure fibreuse, et enfin, décrit chez la *Moule* l'intéressante modification de l'épithélium qui donne naissance aux bourrelets de la charnière, la seule formation du test qu'il soit possible d'assimiler, par son mode de production, à la dentine des Vertébrés.

J'ai constaté pour la première fois, la présence à la surface interne du périostracum de l'*Anodonte* de cristaux munis d'une enveloppe organique, produits aux dépens du mucus, et paraissant constituer une réserve de matière calcaire.

A ces divers points de vue, j'ai examiné les particularités que pouvaient présenter parmi les Pélécypodes : *Dreissensia polymorpha*, *Tellina baltica, Cardium edule*, *Pholas crispata*.

Parmi les Gastéropodes pulmonés terrestres, *Helix aspersa*, *nemoralis* et *hispida* ont été particulièrement étudiés.

J'ai indiqué que la formation de leur coquille débute toujours par la production, dans la gouttière palléale, d'une membrane anhiste et mince de périostracum sur laquelle se déposent des globules sécrétés par une glande spéciale (*H. aspersa*) située au fond de la gouttière. J'ai donné à cette glande, dont je crois être le premier à signaler l'existence, le nom de *glande globuligène*. J'ai particulièrement insisté sur la formation de ces globules, à l'intérieur des cellules glandulaires, et aux dépens de leur plasma. C'est le seul exemple de formation endogène que j'aie rencontré dans mes recherches.

J'ai décrit, sous le nom de *bandelette palléale*, la glande à grandes cellules profondément invaginée dans le tissu conjonctif du collier, et à laquelle est réservée la production du calcaire destiné à la formation de la couche externe. J'ai montré que cette glande, de même que la glande globuligène, disparaît complètement lorsque l'animal a atteint l'âge adulte.

Quant à la couche interne de la coquille, je lui ai reconnu pour origine la sécrétion de l'épithélium palléal.

Helix nemoralis a montré que la production des zones colorées du test doit être attribuée à des régions spéciales pigmentées de l'épithélium. Des expériences ont établi le rôle que joue la lumière blanche dans la production des pigments qui colorent la coquille.

Enfin, à propos des formations extérieures du test, j'ai montré que les poils de l'*Helix hispida* sont le produit de la sécrétion de la lèvre antérieure de la gouttière palléale, et qu'ils ne contiennent pas de calcaire.

Parmi les Céphalopodes j'ai étudié la coquille interne de *Sepia officinalis* et la plume du Calmar (*Loligo vulg.*). L'examen de jeunes embryons de *Seiche* m'a permis d'établir, grâce à la présence d'un premier rudiment de calcaire dans le sépion, le mode de formation de la coquille interne, et j'ai pu par l'étude de la structure des tissus du sac coquillier, homologuer cette dernière au test des Pélécypodes.

La seconde partie de ce mémoire comprend l'exposé des recherches expérimentales qui m'ont éclairé sur les fonctions des épithéliums, le mode de formation du test, et dont les résultats ont confirmé, à cet égard, mes observations antérieures.

J'ai particulièrement étudié de très près les phénomènes intéressants de réfection du test à la suite de pertes de substance naturelles ou provoquées, et j'ai pu établir que le calcaire du test est emprunté tout entier au milieu ou aux *ingesta*. Au cours de mes expériences j'ai eu l'occasion de constater, d'autre part, que le développement de l'épithélium glandulaire est proportionnel à l'activité de la fonction.

Enfin, dans le dernier chapitre de ce mémoire, j'ai essayé d'établir le processus suivi par le calcaire dans son évolution, jusqu'au moment où il revêt sa forme définitive dans la coquille. Des essais synthétiques m'ont amené à admettre, comme la plus plausible, cette hypothèse que le calcaire existe à l'état de bicarbonate dissous dans le sang du Mollusque par l'acide carbonique provenant des combustions organiques, et qu'il est, en cet état, sécrété au dehors sous forme de mucus, en présence de matière organique, par les cellules épithéliales.

En résumé : La coquille des Mollusques est, en toutes ses parties fondamentales comme dans ses annexes, uniquement le produit de la sécrétion des tissus sous-jacents.

Rien n'autorise à lui accorder la moindre vitalité et à la considérer comme susceptible de s'accroître par elle-même.

Il importe de noter que les produits de sécrétion n'ont plus après leur sortie des cellules aucun rapport avec l'organisme de l'animal, et qu'il ne faut plus voir dans les phases ultérieures, c'est-à-dire dans la calcification du test, que le résultat d'actions moléculaires

réglées par les lois de la physique, et auxquelles la biologie cellulaire proprement dite est complètement étrangère.

Index bibliographique.

1. — 1709. Réaumur, De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques, soit de mer, soit de rivière (*Hist. de l'Acad. roy. des sciences. Mémoires*).
2. — 1716. Réaumur, Éclaircissement de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles (*id.*).
3. — 1710. Méry, Remarques faites sur la moule de Estangs (*Hist. de l'Ac. roy. des sciences. Mémoires*).
4. — 1752. Swammerdam, *Bibel der Natur ueberzung*, Leipzig, 1752.
5. — 1766. Hérissant, Éclaircissements sur l'organisation jusqu'ici inconnue d'une quantité considérable de productions animales, principalement des coquilles des animaux (*Hist. de l'Ac. roy. des sciences. Mémoires*).
6. — 1834. Grant, R-F., On the anatomy of the sepiola vulgaris.
7. — 1840. Dr C. Picard, Histoire des mollusques terrestres et fluviatiles qui vivent dans le département de la Somme (*Bulletin de la Soc. Linn. du Nord de la France,* t. I, 1840).
8. — 1840. Dr C. Picard, Mémoire sur les déviations dans le genre Unio (*id.*).
9. — 1841. Van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Sépioles (*Nouv. mémoires de l'Acad. de Bruxelles*, t. XIV, 1841).
10. — 1844-47. Carpenter, On the microscopic structur of shells (*Report of the Brit. assoc.*, 1844-47).
11. — 1844. Bowerbank, On the structur of the shells of Molluscous and Conchiferous animals (*Transact. of the microscopic Soc.*, Vol. I, 1844).
12. — 1844. A. Köllicher, Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden, Zurich, 1844.
13. — 1845. Schmidt, Zur vergleichen Physiologie der Virbellosen Thiere (*Braun Schweig*, 1845).
14. — 1846. C. Vogt, Recherches sur l'embryogénie des Mollusques gastéropodes (*Ann. des Sc. nat.*, 3e série, t. VI, 1846).
15. — 1846. Meckel, Micrographie einiger Drüsen apparat des nideren Thiere (*Müllers Archives*, 1846).
16. — 1849. Ray et Drouet, Notice sur les Anodontes, in-8°, 3 pl.
17. — 1852. Paul Fischer, Note sur l'érosion du test chez les coquilles fluviatiles univalves, Bordeaux, 1852.
18. — 1852. Gegenbaur, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Landpulmonaten (*inauguralabhandlung*, 1852).
19. — 1854. Oscar Schmidt, Ueber der Entwicklung von Cyclas calyculata (*Drap*) (*Müllers Archives*, 1854).
20. — 1855. Frémy, *Annales de Physique et de Chimie*, 1855, série 3, t. XLIII.
21. — 1855. O. Schmidt, Zur entwickelungsgeschichte der Najaden, Wien, 1855.
22. — 1857. Leydig, Ueber Cyclas cornea Lamk (*Müllers Arch.* 1857).
23. — 1857. Möbius, Die Echten Perlen, ein Beitrag zur Luxus (Handels und Naturgeschichte derselben, Hamburg, 1857).
24. — 1857. Claparède, Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Neritina fl iatilis (*Müllers Arch.*, 1857).
25. — 1857. Semper, Beiträge für Anatomie und Physiologie der Pulmonaten (*Zeitsch. f. wissensch. zool.*, Bd. VIII, 1857).
26. — 1858. Köllicher, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre (*Verhandl. der Phys. med. Gesellsch. in Wurtzburg*, Bd. VIII, 1858).
27. — 1858. Rose, Ueber die heteromorphen Zustände der Kohlensäuren Kalkerde (*Abhandl. der Acad. der Wissensch. zu Berlin*, 1858).
28. — 1859. Wedl, Ueber die Bedeutung der in den Schalen von Monchen acephalen und gastropoden vorkommenden Kanäle (*Sitzungsber. der Wiener Acad.*, Bd. XXIII. 1859).

29. — 1859. Huxley, Tegumentary organs (*Todd Cyclopedia*, vol. 5, 1859).
30. — 1859. Hessling, Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig, 1859.
31. — 1860. Köllicher, Ueber das ausgebreitete Vorkommen von Pflanzichen Parasiten in den Hartgebilden niederer Thiere (*Zeitschr. Wissensch. zool. v. Köllicher und Siebold*, Bd X. 1860).
32. — 1860. C. Voit, Anhaltpunkte für der Physiologie der Perlmuschel (*Zeitsch. f. wissensch Zool. Siebold und Köllich.*, Bd X, 1860).
33. — 1861. Raincy, Some further experiments and observations (*Quarterly journ. of microscop. Science*, 1861).
34. — 1862. Bronn, *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Bd III, 1862.
35. — 1865. Stepanoff, Ueber die Geschelchtsorgane und Entwicklung von Cyclas (*Archiv. f. Naturgesch.*, Bd I, 1865).
36. — 1862-66. Kefferstein, *Bronns Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Bd III, 2, 1862-66.
37. — 1868. E. Metschnikoff, Le développement des sépioles, Petersburg, 1867 (publié en russe, analysé dans *Arch. des Sc. phys. et natur.*, Vol. XXX, Genève, 1867).
38. — 1866-67. H. Woodward, On the form, growlh, and construction of Shells (*The intellectual observer*, Nov. 1866, V. X).
39. — 1869-70. H. de Lacaze-Duthiers, Etudes sur la morphologie des Mollusques (*Compt. rendus. Ac. des sc.*, 1869-70).
40. — 1872. Harting, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques (*Verhandlingen der Konnickl. Akad. von Wetenchappen*, Amsterdam, 1872).
41. — 1872. H. Woodward, On the structure of Camerated Shells (*Popular science review*, Vol. XI, N° XVIII, 1872).
42. — 1873. C. Semper, Ueber die Wachstum-Bedigungen des Lymneus stagnatilis, Wurtzburg, 1873.
43. — 1873. Ganine, Beitrage zur Lehre von den Embryonalen Blättern bei den Mollusken (*Warschauer Universitätberichte*, 1873).
44. — 1874. V. Ihering, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Najaden (*Sitzungsber. der Naturf. Gesellsch. zu Leipsig*).
45. — 1874. H. Grenacher, Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden (*Zeit. f. Wiss. zool.*, XXIV, 1874).
46. — 1874. Ray Lankester, The Early development of Pisidium pusillum (*Philos. transact.*, 1874).
47. — 1875. Ray Lankester, Observation on the development of the Cephalopode (*Quart. journ. of Micr. Scienc.*, XV, 1875).
48. — 1875. W. Flemming, Zur Entwickelungsgeschichte der Najaden (Ueber die Blutbahnen und die Bindesubstanz des Najaden und Mytiliden. Leipzig, 1875).
49. — 1874. Flemming, Studien in der Entwickelungsgeschichte der Najaden (*Sitzungs. der Kaiserl. Acad. d. Wissench.* Wien, 1875, LXXI, Bd I, 3e Abtheilung).
50. — 1875. Jhering, Entwickelungsgeschichte von Helix (*Jenaische Zeitsch.*, Bd IX, 1875).
51. — 1875. H. Fol, Sur le développement des Ptéropodes (*Arch. de Zool. exp.*, t. V, 1875).
52. — 1876. H. Fol, Sur le développement des Hétéropodes (*id.*, 1876).
53. — 1876. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden (*Arch. f. Naturgesch.*, XLII, Bd I, 1876).
54. — 1877. Von Nathusius Kœnigsborn, Untersuchungen über nicht cellulär organismen namentlich Crustaceen-Panzer, Mollusken Schalen und Eihüllen, Berlin, 1877.
55. — 1879-80. H. Fol, Sur le développement des Gastéropodes pulmonés (*Arch. de Zool. exp.*, t. VIII, 1879-80).
56. — 1880. Vayssière, Anatomie des Bullidés (*Ann. des Sc. Nat.*, 6e série, t. IX).
57. — 1881. M. Ussow, Développement des Céphalopodes (*Arch. de Biologie*, t. II, 1881).
58. — 1882. Tycho Tullberg, Studien ueber den Bau und des Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen (*Konigl. Swenska Wetenskaps Akademiens Handlingar Bandet*, 19, N° 3).
59. — 1883. F. Blochmann, Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia, Leipzig, 1883.

60. — 1883. F. Blochmann, Beitrag zur Kenntn : der Entwickelung der Gastropoden, Leipzig, 1883.
61. — 1883. Flemming, Bemerkung hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Najaden und Mytiliden (*Zeitsch. f. Wiss. Zool.*, Bd XXXIX, 1883.)
62. — 1883. H. Griesbach, Ueber den Gefässystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden, Leipsig, 1883.
63. — 1883. Nalepa, Die Intercellulärraume des Epithels und ihre Physiolog Bedeutung bei den Pulmonaten (Wien, 1883).
64. — 1884. Houssay, L'opercule et la glande du pied des Gastéropodes (*Thèse de la faculté de Paris*).
65. — 1885. Joubin, Recherches sur l'anatomie des Brachiopodes inarticulés (*Thèse de la fac. de Paris*, 1885).
66. — 1885. Ern. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas Cornea Lamk. (*Zeittchrifft. für Wissensch. zool. von Sieb. und Köllicher*, Bd XLI, 1885.)
67. — 1885. Ern. Ehrenbaum, Untersuchungen über die Strucktur und Bildung der Schale der in Kieler Bucht haüfig vorkommenden Muscheln (*Zeitschr. f. Wissensch. Zool. v. Siebold und Köllicher*, t. XLI, Leipzig, 1885).
68. — 1885. Richard Rössler, Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken (*Zeitsch. f. Wissensch. Zool. v. Sieb. und Köllicher,* Bd XLI, Leipzig, 1885).
69. — 1885. O. F. Müller, Ueber die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten (*inaugural dissert.*), Breslau, 1885.
70. — 1886. H. Wegmann, Sur l'organisation de la Patella vulgata, Genève, 1885.
71. — 1887. P. Garnault, Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans. (*Thèse de la fac. de Paris. — Actes de la Soc. linnéenne de Bordeaux*, 5e série, t. I, 1887.)
72. — 1887. J. Wilson, On the development of Mytilus edulis, Edimbourg, 1887.
73. — 18.... N. Bobretzky, Observations sur le développement des céphalopodes (en langue russe). Nachrichten d. Kaiserlich. Gesells. d. Freunde der Naturwiss. anthrogr. Ethnop. bei d. Universität Moskau.
74. — 18... Calliaud, Monstruosités chez les Mollusques.
75. — 1888-91. Bernhard Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. *Jenaïsche. Zeitsch. für Naturwiss.*
76. — 1889. G. Pouchet et Chabry, L'eau de mer artificielle comme agent tératogénique (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, XVe année, N° 3, 1889, et *Compt. rendus Soc. Biolog.*, 12 janv. 1889).
77. — 1890. John Murray, Les récifs de corail et les autres formations calcaires des mers modernes (*Revue scientif.*, t. XLVI, 2e semestre 1890, N° 4).
78. — 1889-90. Bornet et Flahaut, Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des Mollusques (*Actes du Congrès de Botanique de Paris*, 1889).
79. — 1890. Félix Bernard, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches (*An. Sc. nat.*, t. IX).
80. — 1890. Moynier de Villepoix, Sur la réfection du test chez l'Anodonte (*Comptes rendus Ac. des Sc.*, 1890).
81. — 1891. Moynier de Villepoix, Note sur l'accroissement de la coquille de l'Hélix aspersa (*Comptes rendus Ac. des Sc.*,... 1891).
81. — 1892. Moynier de Villepoix, Sur la réparation de la coquille chez Hélix aspersa (*Bullet. de la Soc. zool. de France,* 21 janv. 1892).
82. — 1892. Moynier de Villepoix, Sur le mode de production des formations calcaires des Mollusques (*Mémoires de la Société de Biologie*, février 1892).
83. — 1892. Irvine et Woodhead, La production du carbonate de chaux par les animaux (*Revue scientifique*, 20 février 1892, 1er semestre, N° 8).
84. — 1892. Metschnikoff, Leçons sur la Pathologie comparée de l'inflammation, faites à l'institut Pasteur en avril et mai 1891. Paris, G. Masson, 1892.
85. — P. Fischer, *Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique.* Paris, Savy, 1887.

Explication des planches XXII et XXIII.

Planche XXII.

Fig. 59. — Anodonte adulte. Coupe à la meule menée perpendiculairement à l'axe de la coquille et passant par une des zones d'accroissement; la coupe a subi un commencement de décalcification dans sa partie droite; *mo*, dépôt de matière organique et formation d'une membrane entre l'ancienne et la nouvelle couche de prismes. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 60. — Anodonte adulte. Partie de la figure précédente plus grossie; *ep*, épaisissements de la membrane aux angles des prismes. *Gross Vérick*, $\frac{01}{06}$.

Fig. 61. — Anodonte. Plages cristallines, *pl*, et cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux (*cr*) à la surface interne d'une membrane de nacre reformée par un exemplaire dépouillé d'une partie de l'une de ses valves, après huit mois de séjour dans un cours d'eau. (*Voir fig. 19, pl. I.*) *Gross. Vérick*, $\frac{03}{02}$.

Fig. 62. — Anodonte. Réfection de la coquille après quatre mois de séjour dans un cours d'eau. Coupe transversale après décalcification et inclusion dans la paraffine; *per*, *pr*, *na*, périostracum, prismes et nacre de la coquille primitive; per_2, pr_2, périostracum et prismes de la nouvelle formation. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 63. — Anodonte. Région *a* plus grossie de la figure précédente, montrant en *i* l'insertion du nouveau périostracum sur la nacre de la coquille primitive; mêmes lettres. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 64. — Région *b* plus grossie de la figure précédente; *mo*, membrane organique reliée au périostracum de récente formation par des cloisons transversales. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 65. — Anodonte. Réfection de la couche de prismes, du périostracum et de la nacre chez un exemplaire adulte après quatorze mois de séjour dans un cours d'eau. Coupe transversale à la meule de la partie reformée; *fr*, fracture de la coquille primitive; per_2, périostracum de la nouvelle formation; per_2 *d*, son début; pr_2, na_2, prismes et nacre de la nouvelle formation; *à a*, dépressions produites par la présence de corps étrangers. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{00}$.

Fig. 66. — Anodonte. Coupe transversale, après décalcification, de la valve d'un exemplaire ayant reformé une couche molle de test pendant un séjour de dix mois dans l'eau dépourvue de sels calcaires; *fr*, fracture de la valve primitive; per_2, périostracum de la nouvelle formation; pr_2, prismes produits au début et à la fin de la formation; *mi*, matières étrangères; *c*, globules phagocytaires. (*Voir pl. I, fig. 14, et pl. III, fig. 66.*) *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 67. — Helix aspersa. Réfection du test après ablation de la coquille. Cristaux calcaires à la surface interne de la membrane de réfection. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{05}$.

Fig. 68. — Helix aspersa. Épithélium palléal en coupe optique. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 69. — ANODONTE. Coupe transversale de l'épithélium nacrigène plusieurs jours après l'ablation de la partie adjacente du test, formation d'une membrane *mo* pourvue de replis. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{06}$.

Fig. 70. — DREISSENSIA POLYMORPHA. Animal dépouillé de sa coquille; p_1 p_2, zones d'épithélium pigmenté; *by*, byssus; *m*, muscles adducteurs, *grand. natur.*

Fig. 71. — DREISSENSIA POLYMORPHA. Coupe transversale de la moitié de la région antérieure d'un jeune exemplaire; *lm,* septum ou lame myophore; *mad,* muscle adducteur; *ep,* épithélium à grands éléments; *coq,* coquille. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{02}$.

Fig. 72. — SEPIA OFFICINALIS. Coupe transversale à la meule du sépion d'un exemplaire adulte; ca_1, couche calcaire granuleuse; *per,* périostracum (aile cornée du sépion); ca_2 ca_3, couches calcaires; *cl,* cloisons des couches friables internes. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{00}$.

Fig 73. — SEPIA OFFICINALIS. Coupe longitudinale à la meule du sépion d'un exemplaire adulte, mêmes lettres; *tr*, trabécules calcaires. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{00}$.

Fig. 74. — MYTILUS EDULIS. Coupe transversale de l'épithélium de la face externe du feuillet conchylien; *m*, couche de mucus colorée en rose par le carmin. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{06}$.

Fig. 75. — HELIX ASPERSA. Cellules de l'épithélium palléal (sac pulmonaire) douze heures après l'ablation de la coquille, fixation et macération dans l'eau additionnée d'acide osmique (picro-carmin, glycérine). *Gross. Vérick,* $\frac{04}{06}$.

Fig. 76, 77. — ANODONTE. Coquille adulte. Coupes transversales à la meule pratiquées, 76 à la marge de la valve près de la naissance de la couche de nacre, 77 au sommet de la valve près du point où la couche de prismes est détruite par les frottements. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{02}$. N. B. *La flèche indique la direction de la marge de la coquille.*

Fig. 78. — HELIX ASPERSA. Périostracum vu par sa face interne; *gl,* globules; *a,* début du calcaire. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{06}$.

Fig. 79. — SEPIA OFFICINALIS. Une colonnette calcaire du sépion chez l'adulte. *Gross. Vérick,* $\frac{01}{06}$.

Fig. 80. — MYTILUS EDULIS. Coupe transversale du sillon palléal; *per,* périostracum; *Ep. f. co,* épithélium de la face interne du feuillet conchylien; *c,* cavités du périostracum. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{06}$.

Fig. 81. — MYTILUS EDULIS. Coupe transversale du bourrelet palléal et du périostracum montrant l'origine de cette membrane au fond du sillon palléal. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{02}$. *(Voir la fig. 52, pl. II.)*

Fig. 82. — HELIX ASPERSA. — Coupe transversale de l'épithélium palléal près du collier; *ep,* cellules épithéliales; *men,* membrane sécrétée par elles; *gl,* globules et mucus. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{06}$.

PLANCHE XXIII.

Fig. 83. — ANODONTE. Membrane mince recouverte d'alvéoles prismatiques sur le périostracum d'un exemplaire adulte. *Gross. Vérick,* $\frac{03}{06}$.

Fig. 84. — SEPIA OFFICINALIS. Colonnette calcaire du sépion d'un embryon encore inclus dans l'œuf; *aa*, zone colorée par le carmin. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{06}$.

Fig. 85. — LOLIGO VULGARIS. Coupe transversale de la région dorsale de l'embryon; *teg*, tégument dorsal; *gla*, gladius (plume du calmar); *ep*, épithélium glandulaire du plancher du sac coquillier, *ss*. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 86. — HELIX HISPIDA. Coupe transversale du bourrelet palléal. *S*, sillon ou gouttière palléale; *gl pal*, bandelette palléale; *Ep*, épithélium; *sc*, scissures ou espaces interglandulaires de l'épithélium de la lèvre antérieure. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 87. — SEPIA OFFICINALIS. Extrémité basale des colonnettes calcaires du sépion à la surface interne d'une des couches de la zone feuilletée. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 88. — VENERICARDIA SULCATA. — Coupe à la meule d'une valve d'un exemplaire adulte, passant exactement par la ligne médiane d'une des côtes.

Fig. 89. — HELIX ASPERSA. Coupe transversale de l'épithélium palléal d'un exemplaire contraint de sécréter chaque jour une membrane organo-calcaire, hypertrophie des cellules de l'épithélium, *ep*. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 90. — HELIX ASPERSA. Groupe de cellules épithéliales hypertrophiées de la coupe précédente, plus grossies. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 91. — ANODONTE. Prismes reformés à l'extrémité du périostracum; sécrété par un exemplaire après un séjour de dix mois dans l'eau, dépourvue de sels calcaires (*voir pl. III, fig. 66*). *Gross. Vérick*, $\frac{06}{03}$.

Fig. 92. — HELIX NEMORALIS. Coupe transversale du tégument du sac pulmonaire, passant par une bande pigmentée correspondant à une zone colorée du test. *Ep*, épithélium; *pig*, zone pigmentée; *cpig*, cellules à pigment de Leydig; *v. s*, vaisseau sanguin. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig 93. — HELIX NEMORALIS. Cellules de la zone pigmentée de la coupe précédente. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 94. — HELIX HISPIDA. Coupe du périostracum. *Per*, membrane du périostracum colorée en rose par l'éosine; *p*, poils; *mb*, membrane basale des poils colorés en violet par l'hématoxyline; *ma*, matières amorphes étrangères au test. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{02}$.

Fig. 95. — HELIX HISPIDA. Coupe longitudinale d'un des poils de la coquille, mêmes lettres. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 96. — HELIX HISPIDA. Coupe transversale du même poil au niveau de la ligne pointillée de la précédente figure. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 97. — Sphéro-cristaux produits artificiellement par l'action de l'albumine et de l'eau saturée d'acide carbonique, sur le carbonate de chaux. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 98. — ANODONTE. Cristallisations de l'extrême bord de la coquille vues par la face interne chez un exemplaire de 35 à 40 millimètres. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 99. — SEPIA OFFICINALIS. Extrémité d'une des colonnettes calcaires des couches feuilletées du sépion.

Fig. 100 — HELIX ASPERSA. Coupe sagittale du collier. *Gp*, gouttière palléale; *Epa*, épithélium de la lèvre antérieure de la gouttière; *Epp*, épithélium de la lèvre postérieure; *ggl*, glande globuligène; *bpal*, bandelette palléale. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{06}$.

Fig. 101. — HELIX ASPERSA. Cellules dissociées de la bandelette palléale. *n*, noyaux; *ma*, masse réfringente colorée par le vert de méthyle. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 102. — HELIX ASPERSA. Extrémités supérieures des mêmes cellules vues de face. *Gross. Vérick*, $\frac{02}{06}$.

Fig. 103. — SEPIA OFFICINALIS. Globules anhistes du sépion de l'embryon : 1, observés directement dans l'alcool; 2, après coloration par la teinture de cochenille. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 104. — MYTILUS EDULIS. Prismes aciculaires de la couche bleue d'un très jeune exemplaire de 4 millimètres, vus obliquement par transparence. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 105. — HELIX ASPERSA. Groupe de cellules de la glande globuligène. *Gross. Vérick*, $\frac{01}{06}$.

Fig. 106. — HELIX ASPERSA. Formation endogène des globules dans une des cellules précédentes. *n*, noyau; *v*, vacuoles; *gl*, globules. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 107. — SEPIA OFFICINALIS. Epithélium du plancher du sac coquillier d'un embryon de 5 à 6 millimètres. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{04}$.

Fig. 108. — SEPIA OFFICINALIS. Sépion adulte, coupe longitudinale à la meule (voir figure 73). *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 109. — PHOLAS CRISPATA. Coupe transversale de l'épithélium des siphons d'un exemplaire adulte, passant par la ligne médiane ventrale et montrant sur cette ligne, en *o*, l'origine du périostracum, *per*. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{02}$.

Fig. 110. — PHOLAS CRISPATA. Région plus grossie de la coupe précédente pour montrer l'épaississement du périostracum par la sécrétion de l'épithélium. *Per* périostracum coloré en rose par l'éosine; *ep*, cellules épithéliales; *h*, couche d'épaississement colorée en violet par l'hématoxyline. *Gross. Vérick*, $\frac{03}{06}$.

Fig. 111. — HELIX ASPERSA. Coupe transversale de l'épithélium du manteau d'un exemplaire en hibernation. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 112. — HELIX ASPERSA. Coupe transversale de l'épithélium du manteau d'un exemplaire nourri pendant cinq mois de plantes dépourvues de calcaire. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

Fig. 113. — HELIX ASPERSA. Coupe transversale du manteau d'un exemplaire enlevé à son habitat en pleine période d'accroissement de la coquille. *Ep*, épithélium; *cpig*, cellules à pigment de Leydig; *m*, fibres musculaires. *Gross. Vérick*, $\frac{04}{06}$.

REVUE DES TRAVAUX FRANÇAIS ET ÉTRANGERS

Die Sesambeine des menschlichen Körpers (*Les os sésamoïdes du corps humain*), par M. W. Pfitzner (*Morphologische Arbeiten*, publiés par M. Gustave Schwalbe, Iéna, 1892, p. 517-762, 2 planches doubles).

En 1885 [1], dans un travail intitulé *Développement du squelette des extrémités et des productions cornées chez les mammifères*, j'ai étudié l'ordre et le mode suivant lesquels apparaissent les *os sésamoïdes* chez l'homme et un certain nombre de mammifères. Le Professeur Pfitzner, en parlant de ce travail, s'exprime ainsi (p. 531) : « Il y a quelques années, dans sa monographie classique, que les Allemands ignorent, bien qu'elle soit l'une des meilleures qui aient été écrites sur le développement du squelette, Retterer a démontré... »

M. Pfitzner a dû être non moins étonné, si parcourant les ouvrages d'anatomie récemment publiés en France, il a vu leurs auteurs continuer, avec Galien et la plupart des anthropotomistes, à définir les sésamoïdes « des os n'appartenant pas au squelette régulier et développés dans l'épaisseur des tendons ». Ces auteurs ne semblent, en effet, pas même soupçonner que le développement des sésamoïdes en fait des pièces squelettiques du même ordre que le fémur ou l'humérus. Seul, M. Poirier, dans son *Traité d'Anatomie humaine* (p. 264), est au courant de cette question. De plus, il mentionne le travail de M. Pfitzner et les figures qu'il donne reproduisent fidèlement les deux dessins par lesquels l'auteur allemand résume ses recherches sur la main et le pied de l'homme.

Galien croyait que les frottements déterminaient la formation des sésamoïdes et les anatomistes n'ont fait que répéter cette assertion à travers les siècles. Gillette et Poirier continuent à invoquer ces influences mécaniques : « J'ajoute, dit Poirier, que les sésamoïdes sont plus nombreux et plus gros sur les mains employées à de durs travaux ».

Cette théorie est-elle fondée sur des faits dûment constatés ou n'est-elle qu'une vue de l'esprit? Les observations multiples de M. Pfitzner nous montrent que c'est une hypothèse gratuite, en désaccord avec la réalité.

Ainsi que nous le verrons, M. Pfitzner a accumulé un nombre considérable de matériaux et il a découvert une foule de faits nouveaux. Je crains cependant que ses recherches n'aient le même sort que les miennes. En effet, la grande majorité des gens dits de science accordent une valeur tout

1. Ce *Journal* et *Thèse du doctorat ès sciences*, 1885.

autrement grande aux considérations théoriques, et d'ordre purement littéraire, qu'aux faits d'observation : « Le *bœuf* et le *mouton*, dit Pfitzner, ont des sésamoïdes entre la 2e et la 3e phalange des doigts ; le *chameau* en est dépourvu ». Tel est le fait d'observation, dont l'explication n'est pas de nature à embarrasser un partisan de la théorie de l'adaptation : « Le chameau marchant sur du sable mou et peu consistant appuie par une sole large; d'où atrophie des sésamoïdes ». — « Cependant, continue Pfitzner, le sol rocailleux a amené également la disparition des mêmes sésamoïdes chez le *lama*, tandis que la *gazelle* qui parcourt les plaines et les déserts a conservé ces mêmes sésamoïdes disparus chez le *chameau*. »

Laissant de côté les franges synoviales calcifiées, les exostoses et ces formations osseuses qui se produiraient parfois dans les muscles de la cuisse des cavaliers ou dans le deltoïde des fantassins, M. Pfitzner montre que les sésamoïdes sont des os véritables : ils servent à l'insertion des fibres tendineuses, succèdent à des cartilages et se mettent au contact de cavités articulaires par des surfaces recouvertes de cartilage.

M. Pfitzner a trouvé une seule fois un sésamoïde dans la cavité olécranienne. Tandis que la plupart des mammifères possèdent au genou quatre sésamoïdes du côté de la flexion, M. Pfitzner n'a vu chez l'homme que le sésamoïde du tendon du jumeau externe : il existe 26 fois sur 278 sujets.

Chez l'homme, il n'y a qu'*une* rotule; quelques mammifères en présentent *deux*.

Pour ce qui concerne le carpe et le tarse, M. Pfitzner regarde les os surnuméraires comme des os carpiens ou tarsiens inconstants. Le sésamoïde du jambier antérieur n'existe pas sur les sujets; il ne se trouve que dans les livres d'anatomie. Celui du long péronier latéral se rencontre plus souvent à gauche qu'à droite.

A la main, il y a chez l'homme au maximum sept sésamoïdes métacarpo-phalangiens et au minimum 2 ou 1 ; M. Pfitzner n'a trouvé sur un orang-outang qu'un seul sésamoïde externe. Chez l'homme, ces sésamoïdes s'atrophient à commencer par les plus gros; les plus petits persistent le plus longtemps. Pour les quatre derniers doigts, l'ordre de fréquence est le suivant : le sésamoïde interne du 5e doigt est le plus constant; puis vient l'externe du 2e doigt; puis l'externe du 5e doigt; ensuite l'externe du 3e doigt; enfin, l'interne du 4e doigt est le moins fréquent.

M. Pfitzner n'a jamais observé le sésamoïde interne du 2e doigt, ni l'externe du 4e, ni l'interne du 3e.

Chez l'homme, on trouve fort souvent un sésamoïde phalango-phalangettien au pouce; M. Pfitzner ne l'a rencontré qu'une seule fois sur l'index.

Au pied, les sésamoïdes métacarpo-phalangiens sont disposés comme à la main; les plus constants sont ceux du gros orteil; le 2e orteil et le 5e possèdent seuls des sésamoïdes.

Les sésamoïdes phalango-phalangettiens du pied se comportent comme ceux de la main, c'est-à-dire qu'on n'en trouve qu'au gros orteil et sur le 2e orteil. Sur ce dernier, l'auteur ne l'a trouvé que trois fois en tout.

Les faits précédents reposent sur l'étude attentive de 388 mains et de 385 pieds *humains*.

M. Pfitzner en tire les conclusions suivantes :

a. *Sont constants* : 1° les sésamoïdes externe et interne de l'articulation métacarpo-phalangienne du pouce et 2° les mêmes du gros orteil.

b. *Sont à peu près constants* : 1° le sésamoïde de l'articulation phalango-phalangettienne du pouce; 2° l'externe de l'articulation métacarpo-phalangienne de l'index; 3° l'interne du petit doigt.

Le sésamoïde phalango-phalangettien du gros orteil existe sur la moitié des sujets.

Parmi les individus pourvus de sésamoïdes multiples, M. Pfitzner n'en a rencontré que trois dont la constitution fût vigoureuse : l'un avait fait le métier de forgeron; l'autre avait été acteur; le troisième coiffeur. La plupart des sujets qui présentent de nombreux sésamoïdes possèdent une charpente osseuse grêle et appartiennent au sexe féminin. M. Pfitzner confirme une remarque d'Aeby : ces deux auteurs ont constaté que des individus taillés en hercules peuvent présenter à peine des traces de sésamoïdes.

Les sésamoïdes ne deviennent pas plus nombreux avec l'âge; leurs dimensions ne sont pas non plus en raison de l'âge, ni de la force musculaire de l'individu.

La fréquence des sésamoïdes, dans le sexe masculin, est à peine plus forte que dans le sexe féminin; la proportion est dans le rapport de 28 à 27. Les femmes délicates en ont plus que celles qui présentent une forte constitution.

Les personnes à iris *foncé* ont un plus grand nombre de sésamoïdes que les individus à iris *clair*.

En résumé, les sésamoïdes sont des segments squelettiques évoluant comme la plupart des autres os : d'abord cartilagineux, ils deviennent osseux. Ils appartiennent, en un mot, par leur développement et leur structure, au squelette régulier.

Les influences extérieures, mécaniques ou autres, ne sont pas la cause de leur formation.

Les sésamoïdes sont une affaire de race.

Les recherches anthropologiques seules nous feront connaître un jour les raisons qui déterminent l'apparition des sésamoïdes.

Éd. Retterer.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME VINGT-HUITIÈME.

—

ANATOMIE HUMAINE, GÉNÉRALE, COMPARATIVE

PHYSIOLOGIE

ZOOLOGIE, EMBRYOLOGIE, TÉRATOLOGIE

REVUES GÉNÉRALES. — ANALYSES ET COMPTES RENDUS

TABLE DES AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

Le propriétaire-gérant : Félix Alcan.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

